

FOR THE PEOPLE
FOR EDUCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

HEREDITAS

HEREDITAS

GENETISKT ARKIV

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON

S9.11 S.011(42.5)



BAND III

1922

LUND 1922, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

25-99244-4p23

INNEHÅLL

	Sid.
DAHLGREN, K. V. OSSIAN, Vererbung der Heterostylie bei <i>Fagopyrum</i> (nebst einigen Notizen über <i>Pulmonaria</i>). (With a summary in English.)	91
— —, Selbststerilität innerhalb Klonen von <i>Lysimachia Nummularia</i> . (With a summary in English.)	200
FEDERLEY, HARRY, Über einen Fall von Criss-Cross-Vererbung bei einer Artkreuzung. (With a summary in English.)	125
HANSEN, SOREN, Heredity in the Case of Dementia præcox and Related Diseases	114
HILDÉN, KAARLO, Über die Form des Ohrläppchens beim Menschen und ihre Abhängigkeit von Erbanlagen	351
KRISTOFFERSON, KARL B., Studies on Mendelian Factors in <i>Aquilegia vul-</i> <i>garis</i>	178
LINDHARD, E., Zur Genetik des Weizens. Eine Untersuchung über die Nachkommenschaft eines im Kolbenweizen aufgetretenen Speltoid- mutanten. (With a summary in English.)	1
NILSSON-EHLE, H., Über freie Kombination und Koppelung verschiedener Chlorophyllerbeinheiten bei Gerste	191
TURESSON, GÖTE, The Species and the Variety as Ecological Units	100
— —, The Genotypical Response of the Plant Species to the Habitat ...	211
ÅKERMAN, Å., Untersuchungen über eine in direktem Sonnenlichte nicht lebensfähige Sippe von <i>Avena sativa</i> . (With a summary in English.)	147

UTGIVNINGSDAGAR 1922:

1:sta häftet, pag. 1—124, den 28 april.

2:dra » » 125—210, » 22 juli.

3:dje » » 211—357, » 13 december.

ZUR GENETIK DES WEIZENS

EINE UNTERSUCHUNG ÜBER DIE NACHKOMMENSCHAFT EINES IM KOLBENWEIZEN AUFGETRETENEN SPELTOIDMUTANTEN

VON E. LINDHARD

TYSTOFTE, DÄNEMARK

(With a summary in English)

DIE eigenartigen, *Tricum Spelta*-ähnlichen Mutanten, welche öfters in neuen Sorten des Kolbenweizens auftreten, sind in den letzten Jahren von NILSSON-EHLE (1917, 1920, 1921) in drei Abhandlungen behandelt worden, von welchen die zwei letzteren in dieser Zeitschrift erschienen sind. Ein an derselben Stelle veröffentlichter Artikel von Å. ÅKERMAN (1920) und eine Notiz von H. A. B. VESTERGAARD (1919) vervollständigen die mir bekannte Literaturliste über den Gegenstand. Alle genannten Abhandlungen sind so neu und so leicht zugänglich, dass eine nähere Erörterung ihres Inhalts mir überflüssig erscheint.

In dem vorliegenden Bericht habe ich mich soweit wie möglich auf die von NILSSON-EHLE in den genannten Publikationen gegebenen Formulierungen gestützt, meine eigenen Resultate greifen aber in wesentlichen Punkten über das Vorliegende hinaus und haben mich dazu gezwungen, nach anderen Gesichtspunkten für die Lösung und das Wesen der hier implizierten Probleme zu suchen. Nur eine geringe Anzahl der Fragestellungen, die im Laufe der Untersuchungen aufkamen, konnte endgültig dahin beantwortet werden, dass die entsprechenden Untersuchungen beendet oder einer abschliessenden Behandlung unterworfen werden konnten. Dadurch bekommt die Abhandlung den Charakter einer vorläufigen Mitteilung; das Hauptgewicht ist auf ein direktes Darbieten der erhaltenen Resultate gelegt worden.

Hiernach will ich mich meiner Aufgabe zuwenden, deren Gegenstand die Behandlung einer Reihe an der Tystofter Versuchsstation angestellter Untersuchungen über die Nachkommenschaft einer in einer Squareheadlinie spontan aufgetretenen Speltoidheterozygote ist. Diese trat im Jahre 1914 auf, und der erste Teil der Untersuchungen umfasst ihre Nachkommenschaft in den Jahren 1915—1919. Der

Hauptwert ist dabei auf die Analyse der Spaltungszahlen der Speltoidheterozygoten gelegt worden, welche zu diesem Zwecke in recht grossem Umfange angebaut wurden. Es sind aber auch nach und nach alle in diesem Material vorkommenden Typen, welche auffällig vom Ausgangstypus abweichen, zur Aussaat gekommen und haben Ausgangspunkte für neue Reihen mit abweichenden Vererbungsverhältnissen gebildet. Hierdurch ist das Material so weitläufig geworden, dass ich es der Uebersichtlichkeit wegen für nötig befunden habe, teilweise nur einen summarischen Auszug der Zählungen und der Endresultate darzustellen. Im übrigen umfasst die Abhandlung sämtliche zur Aufklärung des Gegenstandes weitergeführten Kulturen.

Im Jahre 1919 ist innerhalb der Versuchsserie eine Reihe verschiedener Typen mit einander gekreuzt worden; im zweiten Teile wird über die Untersuchungen der F_1 - 1920 und der F_2 -Generation 1921 dieser Kreuzungen berichtet. Die Bestimmung und Aufzählung der Pflanzen bei der Ernte habe ich dauernd selbst ausgeführt oder kontrolliert; die Untersuchungen haben aber allmählich einen solchen Umfang angenommen, dass ich zuverlässige Hilfskräfte nicht entbehren konnte. Ich will auch an dieser Stelle meinen besonderen Dank Herrn Versuchsleiter KARSTEN IVERSEN, welcher vom Jahre 1914 bis 1920 bei den Arbeiten assistiert hat und Herrn Versuchsleiter VIGGO LUND, welcher alle Kreuzungen durchgeführt hat, aussprechen.

Das Ausgangsmaterial für die Speltoidenreihe stellt der Tystofter Standweizen dar, welcher sich von einer von N. P. NIELSEN im Jahre 1901 aus einem alten schottischen Squareheadweizen herausgenommenen Pflanze ableitet. Im Jahre 1913 habe ich aus dieser Sorte 100 Ähren zur erneuten Pedigreezucht ausgesucht; eine von den Linien, die sie ergeben haben, wies den Squareheadährentypus auf und war in ihrer Entwicklung ungefähr eine Woche später wie der Standweizen selbst, dem sie übrigens in vielen Merkmalen ähnlich war. Die Linie umfasste 45 Squareheadpflanzen und 1 Speltoidheterozygote, über deren Nachkommenschaft im Laufe der folgenden 5 Generationen in den Tabellen 1—14 berichtet wird.

Das Versuchsmaterial ist in den Tabellen chronologisch angeordnet, wobei die Tabelle 1 den Ausgangspunkt bildet, derart, dass die Abstammung jeder Versuchsnummer an der Hand von Nummer- und Jahrgangsangabe für die jeweilige Mutterpflanze bis auf die erste Nachkommenschaft der Original-Speltoidheterozygote, also bis auf die Nr. 48 -- 1915 zurück, verfolgt werden kann. Die Speltoidheterozygoten spalten ganz ähnlich wie in NILSSON-EHLE's Fällen den Normaltypus,

d. h. den Typus der Ursprungssorte ab. Dieser entspricht hier dem Squareheadtypus, und ich ziehe genauigkeitshalber diese letztere Bezeichnung (verkürzt Sqh.) vor, da die Typusbeschaffenheit der Ursprungssorte das verschiedene Verhalten in mancher Beziehung, wie z. B. sehr wahrscheinlich das Auftreten verschiedener Compactum-ähnlicher Formen, bedingen kann. Der Squareheadtypus ist seinem Aeusseren nach eine Zwischenform zwischen diesen letzteren und dem gewöhnlichen Kolbentypus. Ferner brauche ich die Verkürzungen »Spelt.-Het.« für Speltoidheterozygot und »Comp.« für die niedrigen und dichtährigen Compactum-ähnlichen Formen, die in den weitaus überwiegenden Fällen gleichfalls heterozygotischer Natur sind. Schliesslich wird unbegrannt mit »u« und begrannt mit »b« bezeichnet.

Um auch zahlenmässig den Unterschied zwischen den beiden Haupttypen festzulegen, sollen nun Resultate einiger Messungen der Aehrendichtigkeit angeführt werden. Es wurde im Jahre 1915 bei 42 Speltoidheterozygoten und bei 16 Squareheadpflanzen mit bzw. 179 und 109 Aehren an sämtlichen Aehren die Länge der die obersten 10 Internodien ausmachenden Strecke gemessen. Es konnte wohl in einigen Fällen ein Unterschied in den Durchschnittszahlen für verschiedene Individuen desselben Typus beobachtet werden, aber der Unterschied für verschiedene Aehren an derselben Pflanze war oft grösser, und dem Zweck entsprechend wird es hier genügen, die durchschnittliche Aehrendichtigkeit, deren Maass durch die Länge der obersten 10 Internodien ausgedrückt wird, samt Standardabweichung, für alle Aehren eines Typus anzugeben. Demnach betrug sie, in Millimetern angegeben, im Durchschnitt für

179 Speltoidheterozygot-Aehren	42,2 ± 2,4 mm
109 Squarehead-Aehren	26,0 ± 2,9 mm.

Die Aehrendichtigkeit ist aber im gewissen Grade sowohl vom Jahrgang wie von den Wachstumsbedingungen im Grössen und Ganzen abhängig.

Das Längenmass der 10 obersten Internodien gibt einen besseren Ausdruck für den Unterschied zwischen den Typen, wie die durch Division der Aehrenlänge durch die Internodienzahl erhaltene Durchschnittsgrösse, weil die Aehrendichtigkeitsunterschiede in den oberen Aehrenteilen am schärfsten hervortreten. Es ergaben z. B. zwei Squarehead-Aehren mit 22 Internodien für die 10 obersten Internodien eine Länge von 25 mm, für die 10 untersten 40 mm; die entsprechenden Zahlen für Speltoidheterozygoten waren 47 und 45 mm.

Aehnlich wie in den von NILSSON-EHLE beschriebenen Fällen treten auch hier in der Beschaffenheit der Hüllspelzen charakteristische Unterschiede auf, indem die Speltoidheterozygote in dieser Beziehung dem *Triticum Spelta* nahe kommen. Es wurden gleichzeitig mit Ähren-dichtigkeitsbestimmungen Längenmessungen der Hüllspelzen an einer Squarehead- und an einer Speltoidheterozygoten-Ähre vorgenommen, die als Durchschnittswerte die Zahlen $8,94 \pm 0,15$ mm bzw. $7,05 \pm 0,10$ mm ergaben. Die Differenz beträgt danach $1,89 \pm 0,18$ mm. Ferner sind die Aussenspelzen der Speltoidheterozygote durchgehend und kräftig gekielt, stumpf abgestutzt, mit fast bis zur Basis herunterlaufenden Längsnerven; bei dem Squarehead-Typus hingegen sind sie schwach gekielt, breit und kahnförmig gewölbt, dünnwandig. Ausserdem hat der Squarehead-Typus bedeutend gröberes Stroh und ein weniger ausgebreitetes Wachstum wie die Speltoidheterozygote, ein grösseres Pflanzengewicht und grössere Fruchtbarkeit. Eine Squarehead-Ähre hatte z. B. 93 Blüten (d. h. Kornplätze) und 78 Körner, also 84 % Körner; bei einer wohlentwickelten Speltoidheterozygoten-Ähre konnten dagegen 103 Blüten mit 65 Körnern, also nur 64 % Körner gezählt werden. Diese Angaben sowie die Abbildungen dürften die typischen Unterschiede zwischen den beiden Haupttypen genügend hervortreten lassen; sie sind so zahlreich und augenfällig, dass die Zugehörigkeit zum Typus sogar bei mangelhaft entwickelten Pflanzen fast immer mit Sicherheit bestimmt werden kann.

Bei der Aussaat der Versuchspartzellen wurden die Körner in Reihen mit einem Abstand von 25 cm zwischen den Reihen und 10 cm zwischen den Körnern in den Reihen einzeln ausgelegt. Die verhältnismässig grossen Abstände ermöglichen eine sichere Zählung der Pflanzen bei der Ernte und schaffen auch für schwache und langsam wachsende Typen recht gute Entwicklungsbedingungen.

Greifen wir wieder auf die Tabelle 1 zurück. Die erste Speltoidheterozygote ergab in der zweiten (im Sinne einer F_2 aus Kreuzungsbestäubung) Generation im Jahre 1915 18 Squarehead-Pflanzen, 54 unbegrannte und 2 begrannte Speltoidheterozygoten, also die beiden Typen im Verhältnis 1 : 3. Aber schon in der nächsten Generation wiesen die Zahlen darauf hin, dass hier keine gewöhnliche monohybride Spaltung vorliegt. Die Nachkommenschaften von 4 Speltoidheterozygoten, Nr. 89—92, 1916 ergaben zusammen 41 Squarehead und 322 Speltoidheterozygoten, also das Verhältnis 1 : 8. Dieses Resultat gab die Veranlassung dazu, dass von den aufbewahrten Pflanzen aus demselben Jahrgang 1915 noch 30 Speltoidheterozygoten mehr ausge-

sät wurden, neben 20 Spelt.-Het. von der Nr. 91 1916, welche ausser den Squarehead-Pflanzen eine Compactum-ähnliche Pflanze abgespaltet hat. Leider waren in diesem Jahre die Witterungsumstände so schlecht wie nur möglich, sowohl in Bezug auf die Ueberwinterung wie auf die Entwicklung der Pflanzen im allgemeinen, sodass in vielen Parzellen die Pflanzenzahl bis auf unter 10 % von der Aussaatmenge reduziert wurde. Die aus einzelnen Zählungen gewonnenen Resultate gaben unter diesen Verhältnissen ein zu unsicheres Resultat, und es wurden deshalb in den Tabellen die Zahlen für die 30. bzw. 20. zugehörigen Nachkommenschaften in je eine Summe zusammengezogen. Wenn die Resultate vom Jahre 1916 zum Vergleich herangezogen werden, liegt es nahe anzunehmen, dass der Speltoidheterozygoten-Typus von einer grösseren Sterblichkeit betroffen wurde als der Squarehead-Typus, da anstelle des Verhältnisses 1 : 8 das Verhältnis 1 : 4.5 und 1 : 3 tritt. —

An dieser Stellen sollen auch einige Ergebnisse angegeben werden, die aus etwas später ausgeführten Untersuchungen über den Einfluss der äusseren Verhältnisse auf die Spaltungszahlen gewonnen wurden. Zunächst wurden im Jahre 1918 alle Körner einer etwas schartigen Speltoidheterozygote, welche in Korngrösse deutlich variierte, in drei Grössenkategorien sortiert, welche, jede für sich, mit folgendem Resultat ausgesät wurden.

Nachkommenschaft einer unbegannnten Speltoidheterozygote aus der Nr. 411, 1918.

Nr.	1919	Anzahl d. Körner	Korn- gew. in mgr.	Anzahl geernteter Pflanzen			Prozent geernt. Pflan- zen	Verhältnis	
				Sqh.	Sp.- Het.	Zus.		Sqh.	Sp.- Het.
747	Grosse Kör- ner	158	39	39	82	121	77	1	: 2
748	Mittelgr. Körner...	200	25	5	114	119	60	1	: 23
749	Kleine Kör- ner	60	11	1	10	11	18	1	: 10

Die grössten Körner ergaben somit ein bedeutend grösseres Prozent Squarehead-Pflanzen wie die mittelgrossen — auf dieselbe Zahl ausgesäter Körner entfielen bei der Ernte 10 mal so viel Squarehead-Pflanzen nach grossen wie nach mittelgrossen Körnern. Es kommt

noch eine Erscheinung hinzu, welche später in anderem Zusammenhang erörtert wird; die Squarehead-Pflanzen sind bedeutend grösser und kräftiger wie die Speltoidheterozygoten. Dieses Verhältnis bringt Tab. 15 zum Ausdruck, welche die Durchschnittsgewichte pro Pflanze von allen grösseren Nachkommenschaften vom Jahre 1918 umfasst, in welchen beide Typen in denselben Parzellen nebeneinander, wie es der Zufall mit sich brachte, aufgewachsen sind. Die Pflanzen sind mit den Wurzeln geerntet worden und in trockenem Zustande nach sorgfältiger Abschüttelung der Erde gewogen. Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, ist der Squarehead-Typus hier überall am schwersten, wohingegen zwischen den innerhalb eines jeden Typus für sich aus verschiedenen Serien gewonnenen Gewichtszahlen kein bemerkenswerter Unterschied vorliegt. Das Gewichtsverhältnis zwischen dem Squarehead- und Speltoidheterozygoten-Typus beträgt in den unbegrenzten und begrenzten Nachkommenschaften bezw. 1 : 1,72 und 1 : 1,78. Die Squarehead-Pflanzen sind somit durchgehend 70—80 % schwerer als die Speltoidheterozygoten.

Wie schon oben erwähnt, ist in den Spelt.-Het.-Körnern der Squarehead- und Speltoidheterozygoten-Typus nicht gleichmässig auf alle Grössenkatgorien verteilt. Daraus wird im Allgemeinen eine Ueberzahl der Squarehead-Pflanzen schon bei der Keimung erfolgen; sie sind auch grösser und kräftiger als die Speltoidheterozygoten und leiden infolgedessen weniger unter Larvenangriff und sonstigen Widerwärtigkeiten. Es wurde einmal in folgender Weise versucht, den Einfluss dieser Umstände auf das Zahlenverhältnis der beiden Typen bei der Ernte direkt festzustellen.

Aus der Speltoidheterozygoten-Nr. 419 wurden 4 Squarehead-Pflanzen und 4 Spelt.-Het. herausgenommen; von jeder Pflanze wurden 200 Körner ausgelegt, die Squarehead-Körner in den mit ungeraden, die Speltoidheterozygoten-Körner in den mit geraden Zahlen benannten Parzellen. Es wurden von 800 Squarehead-Körnern 650 Pflanzen, also 81,25 % geerntet. Von der entsprechenden Zahl Speltoidheterozygoten-Körnern wurden 85 Squarehead und 445 Spelt.-Het. geerntet, im Ganzen 530 Pflanzen oder 66,3 %. Vorausgesetzt, dass die Zahl der ausgespalteten Squarehead-Pflanzen in der spaltenden Parzelle in demselben Verhältnis zu der Anzahl ausgesäter Körner steht wie in reinem Squarehead-Bestande, dass sie also auch hier 81,25 % der Aussaatmenge beträgt, erhalten wir für die übriggebliebenen Speltoidheterozygoten die Zahl 64 %, und auf Grund dessen können die direkt gefundenen Zahlen, wie folgt, korrigiert werden:

Anzahl geernteter Pflanzen.

Nr.	Sqh.	Spelt.-Het.	Umgerechnet in Hinsicht auf die volle Körnerzahl		Relative Zahlen	
			Sqh.	Spelt.-Het.	Sqh.	Spelt.-Het.
2	23	121	28	172	1,26	: 7,74
4	17	91	21	179	0,95	: 8,05
6	16	122	20	180	0,90	: 8,10
8	29	111	36	164	0,90	: 4,10
—	85	445	104	696	—	—

Wenn die so gefundenen höheren Prozentzahlen für den Squarehead-Typus berücksichtigt werden, wird das Verhältnis Sqh. : Spelt.-Het. von ca. 1 : 5 zu 1 : 7 verschoben; die drei ersten Nachkommenschaften geben dann dem Verhältnis 1 : 8 sehr nahestehende relative Zahlen, während die vierte und letzte sich dem Verhältnis 1 : 4 nähert. Die hier gefundenen Korrekturzahlen lassen sich freilich nicht allgemein anwenden, sie deuten aber im Allgemeinen an, dass die für Squarehead bei der Ernte gefundenen Zahlen zu hoch sind und dass dieses Verhältnis sich wahrscheinlich umso mehr zu Squarehead's Gunsten verschiebt, je schlechter die Keimung und die Ueberwinterung ausgefallen sind. Ein genaueres Studium der die verschiedenen Spaltungszahlen bedingenden Faktoren wird auch wahrscheinlich eine Kontrolle wie die hier besprochene erfordern, welche die Korrektur der unmittelbar gefundenen Zahlen unter Berücksichtigung der verschiedenen Lebensfähigkeit verschiedener Typen ermöglicht.

Auf Grund dieses Resultates lag es nahe zu untersuchen, ob alle in Tab. 1 angeführten Nachkommenschaften sich auf die beiden Spaltungstypen 1 : 4 und 1 : 8 verteilen lassen. Ein solcher Versuch wurde auch gemacht, indem das ganze Material einer Bearbeitung auf Grundlage der Fehlertheorie unterworfen wurde. Die Berechnungen ergaben aber keine überzeugenden Resultate, die Pflanzenzahlen in den einzelnen Nachkommenschaften waren zu klein und die störenden Faktoren zu viel. Die folgenden Tabellen werden in einigen Fällen mehr zur Aufklärung des Problems beitragen können.

Zunächst soll das Verhältnis zwischen begrannt und unbegrannt in der ursprünglichen Serie behandelt werden; dieses lässt sich leicht übersehen. Bereits in der 2. Generation 1915 erschienen 2 begrannete Speltoidheterozygoten, deren Vererbungsverhältnisse die Tab. 2 zum Ausdruck bringt. Ausser diesen brachte die ganze Serie nur noch 2

TABELLE 1. Vererbungsverhältnisse bei einer Speltoid-Heterozygote welche in einem aus dem Tystofter Standweizen gezogenen Squareheadweizen entstanden ist.

Herkunft	Typus	Jahr und Nummer	Nachkommen- schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen							
				Sqh.		Spelt.-het.		Cōmp.		Zu- sam- men	
				u.	b.	u.	b.	u.	b.		
1914— 59	Sqh.	1914— 59	1	45	—	1	—	—	—	46	
	Spelt.-het.	1915— 48	1	18	—	54	2	—	—	74	
	Spelt.-het.	1916— 89	1	9	—	81	—	—	—	90	
	»	» — 90	1	14	—	84	—	—	—	98	
	»	» — 91	1	7	—	63	—	1	—	71	
	»	» — 92	1	11	—	97	—	—	—	108	
Summe			4	41	—	325	—	1	—	367	
1915— 48	Spelt.-het.	1917—148— 77	30	206	—	958	—	6	—	1170	
1916— 91	Spelt.-het.	1917—182—201	20	163	—	504	—	7	—	674	
1917—163	Spelt.-het.	1918—301— 16	16	234	—	1439	—	5	—	1678	
» 171	»	» —342— 67	26	640	—	3488	—	13	—	4141	
» 172	»	» —368— 77	10	240	—	1456	1	5	—	1702	
Summe			52	1114	—	6383	1	23	—	7521	
1917—164	Spelt.-het.	1918—317— 22	6	80	—	345	—	3	—	428	
» —167	»	» —323— 41	19	256	—	1169	1	8	—	1434	
» —177	»	» —378— 94	17	348	—	1740	—	10	—	2098	
Summe			42	684	—	3254	1	21	—	3960	
1917—186	Spelt.-het.	1918—395—414	20	473	—	2765	—	27	—	3265	
» —188	»	» —415— 29	15	319	—	1691	—	1	—	2011	
» —189	»	» —430— 50	21	366	—	1917	—	15	—	2298	
Summe			56	1158	—	6373	—	43	—	7574	
Summe 1915—1918			205	3384	—	17851	4	101	—	21340	

begrannte Pflanzen hervor, beide Speltoidheterozygoten, im Ganzen also 4 begrannte auf ca. 18,000 unbegrannte Pflanzen dieses Typus, oder 0,1—0,2 ‰. Im Laufe der Untersuchungen hat es sich gezeigt, dass die unbegrannten Speltoidheterozygoten auch in Bezug auf Begrannung als Heterozygoten aufgefasst werden müssen: somit könnten die 4 begrannten Pflanzen wohl ausgespaltet worden sein. Im Laufe der Untersuchungen wurde aber festgestellt, dass unbegrannte Spel-

toidheterozygoten durch Bestäubung mit Pollen von begrannnten Squarehead-Pflanzen oder ebensolchen Spelt.-Het. bereits in F_1 begrannnte Speltoidnachkommen ergaben. Die 4 begrannnten Pflanzen könnten also auch als Folge zufälliger Fremdbestäubung zustande gekommen sein. Wie in manchen anderen Fällen ist auch hier das Resultat zweideutig. Aber da begrannnte Formen in grossem Umfange zwischen unbegrannnten gezogen wurden, so kann man jedenfalls angesichts der minimalen Anzahl der neu aufgetretenen begrannnten Speltoidheterozygoten darauf schliessen, dass Fremdbestäubung, falls eine solche überhaupt in dieser Serie stattfinden sollte, in derselben auch sonst nur eine sehr unbedeutende Rolle hat spielen können.

Noch weniger lässt sich die nun zu besprechende Erscheinung, das Auftreten Compactum-ähnlicher Typen in Speltoidheterozygoten-Nachkommenschaften, auf Fremdbestäubung zurückführen.

Die ersten 2 Compactum-Pflanzen zeigten sich in der 3. Generation 1916 — eine in der unbegrannnten, die andere in der begrannnten Serie. Sowohl diese wie auch alle anderen von Speltoiden stammenden Compactum-Pflanzen erwiesen sich als Heterozygoten. Sie spalteten meistens in alle drei Haupttypen: Squarehead, Speltoidheterozygoten und Compactum. Trotzdem der Compactum-Typus in diesen Speltoidserien nur in verhältnismässig kleiner Zahl ausgespaltet wird, 1 Compactum auf 178 Speltoidheterozygoten oder 33 Squarehead, scheint es doch nachweisbar zu sein, dass in verschiedenen Serien ein verschiedenes Verhältnis zwischen Compactum und Squarehead vorliegt. Für das Jahr 1918 wurden diese Serien in Gruppen geordnet, nach den Grossmutterpflanzen, wonach 3 Gruppen mit der niedrigsten und 3 mit der höchsten Squarehead-Zahl wieder in je eine Summe zusammengezogen wurden. Die erste von diesen ergibt das Verhältnis 48,4 Squarehead : 1 Compactum, die zweite 32,6 Sqh. : 1 Comp.; ferner gibt Nr. 186 1917 17,5 Sqh. : 1 Comp. und Nr. 189 1917 24,4 Sqh. : 1 Comp. Die Verhältniszahlen nähern sich sehr den Brüchen 48 : 1, 32 : 1, 24 : 1, 16 : 1, was natürlich auch auf Zufall beruhen kann.

In Tab. 2 kann die Vererbung einer, von einer der zwei ersten begrannnten Speltoidheterozygoten stammenden Pflanze durch 4 Generationen hindurch verfolgt werden. In dieser begrannnten Serie spaltet der Squarehead-Typus in höherer Zahl aus wie in der unbegrannnten, aber auch hier ist er, wie Tab. 15 zeigt, der kräftigste, sodass auch hier eine Verschiebung in den bei der Ernte gewonnenen Verhältniszahlen zu seinen Gunsten angenommen werden muss. Nun haben die drei Nachkommenschaften im Jahre 1918 629 Squarehead : 2291 Spel-

TABELLE 2. *Begrannte Speltoid-Heterozygoten.*
(Fortsetzung v. Tab. 1).

Herkunft	Typus	Jahr und Nummer	Nachkommen- schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen							
				Sqh.		Spelt.-het.			Comp.		Zusammen
				u.	b.	u.	b.	Zwerg b.	u.	b.	
1915—48	Spelt.-het.	1916—93	1	—	26	—	81	—	—	1	111
1916—93	Spelt.-het.	1917—205—24	20	2	191	1	394	—	—	5	593
1917—220	Spelt.-het.	1918—462—66	5	—	53	—	228	—	—	3	284
» —222	»	» —467—83	17	1	415	—	1479	—	—	5	1900
» —223	»	» —484—88	5	—	160	—	582	2	—	1	745
		Summe	27	1	628	1	2289	2	—	9	2929
1917—215	Spelt.-het.	1918—457	1	—	47	—	32	—	—	—	79
» »	»	» —458	1	—	49	—	34	—	—	—	83
» »	»	» —459	1	—	29	—	16	—	—	—	45
» »	»	» —460	1	—	7	—	33	—	—	—	40
» »	»	» —461	1	—	61	—	63	—	—	—	124
1918—458	Spelt.-het.	1919—820	1	1	138	—	153	—	—	—	292
» »	»	» —821	1	1	160	—	189	—	—	1	351
» »	»	» —822	1	1	191	1	143	—	—	1	337
» »	»	» —823	1	3	189	1	140	—	—	—	333
» »	»	» —824	1	2	82	—	71	—	—	—	155
» »	»	» —825	1	1	138	—	105	1	—	—	245
» »	»	» —826	1	2	139	—	121	—	—	—	262
» »	»	» —827	1	1	135	—	126	—	—	—	262
» »	»	» —828	1	1	65	—	61	1	—	—	128
» »	»	» —829	1	2	144	2	129	1	—	—	278
		Summe	10	15	1381	4	1238	3	—	2	2643
1918—460	Spelt.-het.	1919—830	1	—	75 ¹	2	316	—	—	2	395
» »	»	» —831	1	—	75	1	308	—	—	—	384
» »	»	» —832	1	—	75	4	253	—	—	1	333
» »	»	» —834	1	—	70	2	280	—	—	1	353
		Summe	4	—	295	9	1157	—	—	4	1465
1918—460	Spelt.-het.	1919—833	1	—	185	—	202	1	—	—	388

tiodheterozygoten ergeben; wenn diese letztere Zahl um 10 % erhöht wird, erhalten wir für diese Gesamtzahl das Verhältnis 1 : 4; sie kann aber auch solche Einzelresultate verdecken, welche nach beiden Rich-

¹ 2 Zwerge.

tungen abweichen. Dies ist umso wahrscheinlicher, als gerade in dieser Reihe deutliche Beispiele von »Umschlägen« nach NILSSON-EHLE in Spaltungszahlen vorkommen.

Eine einzige Nachkommenschaft, Nr. 215 1917, ergab eine grössere Anzahl Squarehead-Pflanzen als Speltoidheterozygoten, nämlich 37 : 24. Fünf Spelt.-Het. wurden weiter gezogen als Nr. 457—461 1918. Vier von diesen spalteten wieder annähernd im Verhältnis 1 : 1, die fünfte aber, Nr. 460, »schlägt um« zum Verhältnis 1 : 4. Die Nr. 458 wurde mit 10 Pflanzen fortgesetzt, Nr. 820—829 1919, die alle am Verhältnis 1 : 1 festhalten. Die Nr. 460 wurde mit 5 Pflanzen fortgeführt, Nr. 830—834 1919 — vier von diesen behalten das Spaltungsverhältnis der Mutterlinie 1 : 4, Nr. 833 »schlägt um« in das Verhältnis 1 : 1 zurück. Solange die die Spaltungszahlen und das »Umschlagen« bestimmenden Faktoren nicht näher untersucht sind, lässt sich kaum mit Sicherheit entscheiden, ob dieses wiederholte Umschlagen in 1 : 4 in 1916, 1 : 1 in 1917, 1 : 4 in 1918 und 1 : 1 1919 ausschliesslich auf innere Ursachen zurückzuführen ist oder ob vielleicht Fremdbestäubung zwischen Geschwisterpflanzen mit verschiedenen Spaltungszahlen zu dem »Umschlagen« beigetragen hat.

Die erste begrannte Pflanze ist, wie erwähnt, spontan in der Nachkommenschaft einer unbegannnten Speltoidheterozygote entstanden. Die 2. Generation im Jahre 1916 war durchgehend begrannt, die 3. Generation ergab im Jahre 1917 3 unbegannnte : 600 begrannten, die 4. Generation im Jahre 1918 1 unbegannnte : 3400 begrannten Pflanzen. Angesichts dessen musste es auffallend erscheinen, dass 14 von den 15 Nachkommenschaften im Jahre 1919 eine oder mehrere unbegannnte Pflanzen hervorbrachten. Die Mutterlinien, Nr. 458 und 460 1918, stammen von einer Nachkommenschaft, welche in den vorhergehenden Generationen ebenfalls keine unbegannnten Pflanzen aufgewiesen hat, und beide in Frage stehenden Versuchsnummern standen im Jahre 1918 unmittelbar nur in Nachbarschaft begrannter Pflanzen. Eine so umfangreiche Fremdbestäubung scheint danach wenig wahrscheinlich zu sein. Auffallend ist es ausserdem, dass der Mangel an Begrannung in der grossen, im Verhältnis 1 : 1 spaltenden Gruppe Nr. 820—829, überwiegend an die Squarehead-Pflanzen, hingegen in der kleinen, im Verhältnis 1 : 4 spaltenden Gruppe Nr. 830—834, ausschliesslich an die Speltoidheterozygoten gebunden ist. Dieses eigentümliche Verhalten deutet darauf hin, dass der Unterschied zwischen den Gruppen nicht nur das Spaltungsverhältnis betrifft.

Der Compactum-Typus tritt auch hier auf, aber noch spärlicher

als in der unbegrenzten Serie. Für das Spaltungsverhältnis 1 : 4 beträgt das Compactum : Squarehead-Verhältnis annähernd 1 : 64, während in Nachkommenschaften vom Spaltungstypus 1 : 1 im Ganzen nur 2 Compactum-Pflanzen vorkommen. In allen in Frage stehenden Nach-

kommenschaften zusammen erhält man nur 1 Compactum auf 900 Squarehead.

Ausserdem tritt in dieser Serie mehr sporadisch noch eine von mir als Zwerg-Speltoidheterozygote bezeichnete neue Form auf. Sie zeichnet sich durch ein schwaches Wachstum und kurzes Stroh aus, die Ähren sind von normaler Länge, aber im obersten Teile taub, und es kommt häufig vor, dass nur die untersten Ährchen Körner enthalten (siehe näher Tabelle 12).

Die Tabelle 3 bildet eine Fortsetzung der Tabelle 1; sie umfasst einen Teil der unbegrenzten Speltoidheterozygoten, der im Jahre 1918 weiter gezogen wurde. Um in den einzelnen Nachkommenschaften genügend grosse Zahlen zu erhalten, welche eine sichere Beurteilung der Spaltungsverhältnisse zulassen würden, sind hier



Fig. 1: a Zwerg-Speltoid-Heterozygote
b gew. Speltoid-Heterozygote
c Squarehead

Aus Speltoid-Heterozygote Nr. 2136, 1921.

Körner von einer verhältnismässig kleinen Anzahl kräftiger Pflanzen zur Aussaat gekommen, aber soweit wie möglich, alle Körner von jeder Pflanze. Doch lässt sich auf Grund vorliegender Zahlen nicht entscheiden, ob es sich hier um verschiedene Kombinationszahlen handelt

TABELLE 3. *Unbegrannete Speltoid-Heterozygoten*
(Fortsetzung v. Tab. 1).

Herkunft	Mutterpflanze			Jahr und Nummer	Nachkommen- schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen								Relative Zahlen Sq:Sp.
	Typus	Halm- länge	Ähren- dichte			Sqh.		Spelt.-het.		Comp.		Zu- sam- men		
						u.	b.	u.	b.	u.	b.			
1917— 189	Spelt.-het.	89	50	1918— 450	1	25	—	47	—	—	—	72	—	
1918— 450	Spelt.-het.	90	45	1919— 813	1	53	—	321	—	2	—	376	—	
» »	»	90	45	» 814	1	32	—	153	—	2	—	187	—	
» »	»	90	45	» 815	1	71	—	474	1	7	—	553	—	
» »	»	90	43	» 816	1	43	—	273	—	—	—	316	—	
» »	»	100	45	» 817	1	47	—	270	—	—	—	317	—	
Summe					5	246	—	1491	1	11	—	1749	1:6	
1917— 189	Spelt.-het.	84	48	1918— 434	1	25	—	159	—	2	—	186	1:6,4	
1918— 434	Spelt.-het.	100	42	1919— 774	1	65	—	395	—	5	—	465	1:6,1	
» »	»	110	41	» 775	1	42	—	232	—	—	—	274	1:5,5	
» »	»	110	40	» 777	1	26	—	250	—	3	—	279	1:9,6	
» »	»	100	39	» 778	1	34	—	142	—	1	—	177	1:4,2	
» »	»	80	42	» 779	1	70	—	334	—	—	—	404	1:4,8	
» »	Spelt.-het.	110	41	» 776	1	34	—	187	—	2	—	223	—	
					—	?	—	?	—	?	—	63	—	
1917— 188	Spelt.-het.	94	44	1918— 429	1	37	—	161	—	—	—	198	1:5,5	
1918— 429	Spelt.-het.	100	41	1919— 773	1	44	—	203	—	2	—	249	1:4,6	
» »	»	100	48	» 772	1	19	—	229	—	—	—	248	1:12,0	
1919— 772	Spelt.-het.	—	—	1920—1004	1	1	—	18	—	—	—	19	—	
» »	»	—	—	» 1008	1	3	—	14	—	—	—	17	—	
» »	»	—	—	» 1012	1	2	—	16	—	—	—	18	—	
» »	»	—	—	» 1015	1	2	—	17	—	—	—	19	—	
» »	»	—	—	» 1022	1	2	—	17	—	—	—	19	—	
Summe					5	10	—	82	—	—	—	92	1:8,2	
1920—1004	Spelt.-het.	—	—	1921—2001	1	13	—	98	1	1	—	113	—	
» 1008	»	—	—	» 2010	1	38	—	108	—	1	—	147	—	
» 1012	»	—	—	» 2016	1	20	—	120	1	—	—	141	—	
» 1015	»	—	—	» 2020	1	15	—	122	—	—	—	137	—	
» 1022	Spelt.-het.	—	—	» 2033	1	23	—	98	2	—	—	123	—	
» »	»	—	—	» 2034	1	28	—	116	—	—	—	144	—	
» »	»	—	—	» 2035	1	26	—	106	—	—	—	132	—	
» »	»	—	—	» 2036	1	17	—	121	1	1	—	140	—	
» »	»	—	—	» 2037	1	18	—	90	—	1	—	109	—	
Summe					5	112	—	531	3	2	—	648	1:4,8	

oder ob nicht wechselnde Bedingungen anderer Art ein Fluktuieren der Zahlen hervorgerufen haben.

Es soll hier noch ein anderer eigentümlicher Typus erwähnt werden. Nr. 776 1919 gibt ausser 223 völlig normal entwickelten Pflanzen, die weder in Fröhreife noch Spaltungstypus für das Squarehead: Spelt.-Het.-Verhältnis sich von den Schwesternlinien Nr. 774—779 1919 unterscheiden, 63 stark abweichende Pflanzen, die ich als Perennistypus bezeichne. Pflanzen von diesem Typus bilden eine sehr kräftige und derbe Blattrosette und lange, steife, fest geschlossene Blattscheiden. Die zur Entwicklung gekommenen Ähren waren im Schossen 8—10 Wochen hinter dem Normaltypus zurück. Die Ähre bleibt tief unten in der langen Blattscheide stecken, da das normalerweise langgestreckte oberste, unmittelbar an die Ähre grenzende Halmglied hier auf 2—3 mm reduziert erscheint. Hingegen werden die 3—4 untersten Ähreninternodien so stark gestreckt, dass der oberste Ähren- teil doch über die Blattscheide hinaus zum Vorschein kommt. Betrachten wir eine Squarehead-Ähre dieses Typus näher. Die Ähren- dichtigkeit beträgt für die 10 obersten Internodien 26 mm oder 2,6 mm pro Internodium, die Länge der 4 untersten Internodien, von unten nach oben gerechnet, beträgt aber bezw. 90 mm, 48 mm, 45 mm und 11 mm. Die zu diesen letzteren gehörenden und in der Scheide eingeschlossen bleibenden Ährchen besitzen stark verlängerte, blattförmig entwickelte Hüllspelzen. Ausserdem sind die Halme oft an den unteren Gliedern verzweigt. Dieser Typus bildet nur wenige und schlecht entwickelte Körner aus. Im Jahre 1919 kam nur ein Teil Pflanzen vom Perennistypus zum Schossen, bevor das Umpflügen im Herbst vorgenommen werden sollte, einige waren von dem Speltoiden-, andere von dem Squarehead-Ähren-Typus, wieviel von jedem Typus, konnte unter diesen Umständen nicht notiert werden. Im Laufe weiterer Untersuchungen ergaben 14 Speltoidheterozygoten-Nachkommenschaften im Jahre 1920 nur 64 Pflanzen im Ganzen, von welchen eine Perennis war, 12 Squareheadpflanzen hatten 63 Nachkommen, unter diesen 2 Perennispflanzen, schliesslich gaben 2 Compactumpflanzen mit im Ganzen 9 Nachkommen auch eine vom Perennistypus. Diese einzelnen Nachkommenschaften sind zu klein, um Aufklärung über die Ausspaltungshäufigkeit dieses Typus zu geben; im Ganzen haben auf 28 Nachkommenschaften 4, also ungefähr 1 auf 7 wieder Perennispflanzen abgespaltet. Wenn aber mit demselben Spaltungsverhältnis wie im Jahre 1919 gerechnet wird, das ca. 4-normale Pflanzen: 1 Perennis in den spaltenden Versuchsnummern ausmachte, dann wer-

den die 4 auf im Ganzen 136 entfallenden Perennispflanzen einer Ausspaltung in jeder achten, phänotypisch normalen Nachkommenschaft entsprechen. Der Perennistypus wurde ferner auch vom Zwerg-Kolbentypus ausgespaltet (siehe Tabelle 13).

Während es in diesem Material schwierig ist zu entscheiden, ob eine Fremdbestäubung vorliegt, wenn z. B. begrannte Pflanzen in unbegrannten Serien auftreten und umgekehrt, so kommen doch Fälle vor, in welchen zufällige Fremdbestäubung als die wahrscheinlichste Ursache für das Auftreten abweichender Typen angenommen werden muss. Ein solches Beispiel soll hier angeführt werden.

Nr. 188 1917 stand in der Nachbarschaft einer Parzelle mit rotspeligem Weizen. In einer der Tochterlinien, Nr. 429 1918, trat eine frühauflühende, rotspelige Speltoidheterozygote auf. Die Körner derselben wurden neben der Schwesterparzelle Nr. 773 als Nr. 772 1919 ausgesät, welche also eine F_2 nach spontaner Kreuzung darstellen sollte; sie zeigte sich anscheinend als einheitlich frühreif und rostfrei, gleichzeitig machte sich aber die zufällige Bastardierung störend in den Spaltungszahlen geltend, indem das Verhältnis Squarehead : Speltoidheterozygoten von 1 : 4,5 bei der Nr. 773 in das von 1 : 12 bei Nr. 772 verschoben wurde. In der Hoffnung, die rote Spelzenfarbe möchte unabhängig von den Speltoidenkomplifikationen mendeln, wurde die Nr. 772 zu Kreuzungen benutzt und bei 5 zu diesem Zweck verwendeten Pflanzen wurden gleichzeitig einzelne Ähren zur Vermeidung von Fremdbestäubung mit Pergamentsäcken geschützt. Von diesen wurden je 20 Körner als Nr. 1004—1022 1920 in Kistchen ausgesät und die Keimpflanzen im Frühjahr ins Freiland ausgepflanzt. Die Mehrzahl dieser Nachkommenschaften gibt noch ein niedrigeres Squareheadprozent, obwohl höher als Nr. 772, 1919, in 1921 aber kommen wieder Nachkommenschaften mit relativ hohen Squareheadzahlen vor.

Die Tab. 4 bildet ebenfalls eine Fortsetzung der Tab. 1. Im Jahre 1918 zeigten sich in verschiedenen Linien ganz- oder halbsterile Speltoidheterozygoten von auffallendem Aussehen. Der halbsterile Typus lässt sich von dem normalen nicht immer scharf trennen. Schartige Pflanzen von normaler oder fast normaler Reifezeit und mit durchgehend oder teilweise grossen und wohlentwickelten Körnern kommen auch vor. In den angeführten Fällen war es aber leicht, die sterilen Pflanzen von den normalen zu unterscheiden. In der Nr. 411 1918 waren alle 17 Pflanzen vollkommen steril. In den anderen Versuchsnummern gaben die halbsterilen Pflanzen pro Ähre 3 oder 4 bis ca. 20 in der Regel sehr schlecht entwickelte Körner. In der Nr.

TABELLE 4. *Unbegrannte Speltoid-Heterozygoten*
(Fortsetzung v. Tab. 1).

Herkunft	Mutterpflanze			Jahr und Nummer	Nachkommen- schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen							
	Typus	Halm- länge	Ähren- dichte			Sqh.		Spelt.-het.			Comp.		Zu- sam- men
						u.	b.	u.	b.	halb- steril u.	u.	b.	
1917—186	Spelt.-het.	74	53	1918—405	1	18	—	90	—	16	4	—	128
» »	»	80	51	» —408	1	36	—	218	—	10	3	—	267
» »	»	91	49	» —411	1	27	—	155	—	17	—	—	199
» —189	»	90	51	» —437	1	22	—	118	—	17	2	—	159
Summe					4	103	—	581	—	60	9	—	753
1918—437	Spelt.-het.	90	44	1919—796	1	36	—	190	—	—	4	—	230
» »	»	90	45	» —797	1	32	—	199	—	1	3	—	235
» »	»	95	42	» —798	1	16	—	112	—	2	2	—	132
» »	»	100	40	» —800	1	24	—	170	—	4	2	—	200
» »	»	95	42	» —805	1	27	—	165	—	3	—	—	195
Summe					5	135	—	836	—	10	11	—	992
1918—437	Spelt.-het.	95	44	1919—799	1	29	—	191	—	10	1	—	231
» »	»	105	43	» —801	1	20	—	185	—	21	2	—	228
» »	»	100	42	» —802	1	20	—	120	—	21	—	—	161
» »	»	100	42	» —803	1	18	—	139	—	24	1	—	182
» »	»	100	41	» —804	1	19	—	172	—	16	1	—	208
Summe					5	106	—	807	—	92	5	—	1010
1918—437	Halbsteril Spelt.-het.	—	—	1919—780—95	16	132	—	422	4	22	6	—	586
1918—437	Sqh.	100	25	1919—806	1	232	—	—	—	—	1	—	233
» »	»	70	29	» —807	1	62	—	—	—	—	—	—	62
1918—437	Comp.	80	15	1919—808	1	125	—	—	—	—	130	—	255
» »	»	70	14	» —809	1	56	—	20	—	—	55	—	131

437.1918, von welcher 10 normale Speltoidheterozygoten und alle halbsterilen Pflanzen weitergezogen wurden, sind einige Untersuchungen über Ansatz und Verteilung der Körner in der Ähre bei dem normalen und halbsterilen Typus angestellt worden. Es wurde dabei mit 5 Blüten in jedem Ährchen gerechnet und die Zahl der Körner in der untersten 1. und 2. Blüte für sich, in der 3. und 4. Blüte für sich und in der 5. Blüte für sich festgestellt, ohne im übrigen zu untersuchen, — was auch wohl in reifen Ähren kaum zuverlässige Resultate hätte ergeben können — ob die einzelnen Ährchen 4-, 5- oder 6-blütig waren.

Auf Grund von Zählungen bei 7 normalen und 4 halbsterilen Ähren können folgende Zahlen angegeben werden.

	Prozent Blüten mit Kornansatz		
	1 + 2 Blüten	3 + 4 Blüten	5 Blüten
Normale Spelt.-Het.	88	52	3
Halbsterile Spelt.-Het.	30	3	3

Dieser Steriltypus unterscheidet sich vom Zwergspeltoidtypus (Tab. 2 und 12) u. a. dadurch, dass die Sterilität nicht wie bei diesem letzteren auf den obersten Ährenreil lokalisiert erscheint, sondern gleichmässig auf die ganze Ähre verteilt ist, meistens so, dass ein Ährenreil höchstens 1, selten 2 Körner enthält. Ausnahmsweise kommen auch im Squareheadtypus sterile Pflanzen vor, aber viel seltener als beim Speltoidtypus — auch ist die partielle Sterilität hier schwerer festzustellen.

In der Tab. 4 sind die 10 Nachkommenschaften der Nr. 437 1918 mit Rücksicht auf die Anzahl der halbsterilen Pflanzen in 2 Gruppen eingeteilt; nach solcher Verteilung ergeben alle Geschwisterlinien innerhalb jeder Gruppe recht gleichartige Spaltungszahlen, für die erste Gruppe 1 Squarehead : 6 Speltoidheterozygoten, für die zweite 1 Sqh. : 8 normale Spelt.-Het. : 1 halbsterile Spelt.-Het.

Es sind hier auch die Nachkommenschaften aller 16 halbsterilen Pflanzen (im Ganzen knapp 600 Pflanzen) zusammengeschlagen worden. Sie sind wohl später wieder Normaltypus, zum offenen Abblühen geneigt, aber ergeben doch ein niedrigeres Prozent an halbsterilen Pflanzen wie die Nachkommenschaften der normalen Schwesterpflanzen. Es ist möglich, dass dieser Typus mehr der zufälligen Fremdbestäubung ausgesetzt ist als der normale; die verhältnismässig grosse Zahl von begrannten Pflanzen, ungefähr 1 %, deutet darauf hin. Es ist auch möglich, dass die Sterilität in gewissem Grade von äusseren Bedingungen, z. B. von Witterungsverhältnissen und Blütezeit, abhängig ist, aber der grosse Unterschied in den ausgespalteten Squareheadzahlen bei den halbsterilen und normalen Speltoidheterozygoten lässt sich kaum auf eine dieser Ursachen zurückführen. Sterile und halbsterile Typen sind an sich ein undankbares und schwieriges Objekt, gewinnen aber an Interesse als ein Glied in der langen Reihe eigentümlicher Formen, die von Speltoidheterozygoten aufgespaltet werden. In den übrigen Tabellen sind Pflanzen von diesem Typus,

TABELLE 5. *Unbegrannte Compactum-Heterozygoten*
(Fortsetzung v. Tab. 1).

Herkunft	Mutterpflanze			Jahr und Nummer	Nachkommen- schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen								Zusammen
	Typus	Halm- länge	Ähren- dichte			Sqh.		Spelt- het.		Compactum		normal u. b.	Kurzs u.	
						u.	b.	u.	b.	u.	b.			
1916— 91	Comp.-het.	84	16 29	1917—204 » —204 a	1 —	16 2	— —	4 4	— —	25 1	— —	— —	45 7	
1917—204	Comp.-het.	51	18,3	1918—535	1	19	—	7	—	23	—	9	58	
» »	»	46	14,7	» —549	1	20	—	12	—	25	—	9	66	
» »	»	46	13,5	» —542	1	16	—	6	—	21	—	3	46	
» »	»	46	16,5	» —537	1	17	—	11	—	26	—	2	56	
» »	»	45	14,5	» —540	1	9	—	8	—	14	—	2	33	
» »	»	42	16,0	» —533	1	10	—	5	—	13	—	—	28	
» »	»	41	15,5	» —544	1	16	—	10	—	27	—	6	59	
» »	»	40	20,0	» —545	1	21	—	10	—	25	—	1	57	
» »	»	38	17,5	» —546	1	12	—	6	—	21	—	4	43	
» —204 a	»	36	17,0	» —554	1	13	—	5	—	4	—	3	25	
» —204	»	33	24,3	» —534	1	28	—	7	—	14	—	—	49	
» »	»	33	22,0	» —547	1	10	—	4	—	10	—	—	24	
» »	»	31	23,0	» —550	1	5	—	3	—	4	—	2	14	
» »	»	30	21,0	» —548	1	13	—	3	—	10	—	1	27	
» »	»	29	16,0	» —539	1	3	—	1	—	10	—	1	15	
» »	»	28	23,0	» —531	1	5	—	3	—	4	—	1	13	
» »	»	28	18,0	» —553	1	2	—	2	—	7	—	—	11	
» »	»	24	19,0	» —541	1	5	—	1	—	3	—	1	10	
» »	»	23	20,0	» —543	1	6	—	1	—	5	—	—	12	
Summe					19	230	—	105	—	266	—	45	646	
1917—204	Comp.-het.	35	17,0	1918—532	1	8 ¹	—	—	—	7	—	—	15	
» »	»	25	15,5	» —536	1	10	—	—	—	6	—	4	20	
» »	»	19	15,0	» —551	1	1	—	—	—	—	—	2	3	
» »	»	15	?	» —538	1	4	—	—	—	1	—	2	7	
» »	»	15	18,0	» —552	1	4	—	—	—	2	—	3	9	
Summe					5	27	—	—	—	16	—	11	54	
1917—204—04 a	Spelt.-het.	51	50	1918—451—56	6	23	—	64	—	—	—	—	87	
1918—552	Comp.-het.	70	15	1919—914	1	76	—	23	—	96	—	16	211	
1918—552	Comp.-het.	50	14	1919—915	1	39	—	—	—	7	—	19	65	
» »	»	40	—	» —916	1	40	—	—	—	11	—	13	64	
» »	»	40	—	» —917	1	28	—	—	—	13	—	8	49	
Summe					3	107	—	—	—	31	—	40	178	

¹ 1 Pflanze von Zwerg Kolben-weizen, vergl. Tabelle 13, S. 33.

soweit sie gelegentlich vorkommen, zu den normalen Speltoidheterozygoten gerechnet worden.

DIE VERERBUNGSVERHÄLTNISSE BEI DEN COMPACTUM-ÄHNLICHEN PFLANZEN.

Die zwei ersten Compactum-Pflanzen zeigten sich in der 3. unbegrannten und in der 2. begrannten Speltoidengeneration im Jahre 1916. Das Verhalten der Nachkommenschaft der unbegrannten Pflanze in der 2., 3. und 4. Generation ist in Tab. 5 und 6 dargestellt. Diese Pflanze hatte ausser 5 normalen Compactumähren mit 16 mm Ährendichtigkeit eine abnorme Ähre mit 29 mm Ährendichtigkeit, welche auf der einen Seite Hüllspelzen von typischer Speltoidheterozygotenbeschaffenheit aufwies, auf der anderen Seite, von der Verlängerung abgesehen, compactumähnlich war (vgl. ÅKERMAN 1920). Im Jahre 1917 war der Pflanzenbestand stark reduziert und die Pflanzen schlecht entwickelt; der Unterschied in den Zahlenverhältnissen der Nachkommenschaften dieser und der übrigen Ähren trat jedoch in der bedeutend höheren Anzahl Speltoidheterozygoten deutlich hervor.

Von den 26 Compactumpflanzen gaben nur 24 reife Körner, die alle ausgesät wurden. In der Tabelle 5 sind die Ernteresultate zunächst nach den Spaltungszahlen der Nachkommenschaften in zwei Gruppen geordnet, innerhalb welcher eine Anordnung nach der Strohlänge der Mutterpflanzen durchgeführt wurde. Die Nachkommenschaften der 19 kräftigsten von diesen Pflanzen spalten wieder wie die Nr. 204 1917 alle drei Hauptformen, Squarehead, Speltoidheterozygote und Compactum aus, aber die 5 kleinsten und schwächsten Pflanzen ergaben nur Squarehead und Compactum.

Von den 8 Speltoidheterozygoten im Jahre 1917 waren nur 6 einigermassen ordentlich entwickelt. Ihre Nachkommenschaften sind summarisch angeführt. Die Spaltungszahlen nähern sich bei allen dem Verhältnis 1 Squarehead : 3 Speltoidheterozygoten.

Die Nr. 552 1918, die letzte in der Reihe, wurde mit einer Normal- und allen drei Kurz-Compactum-Pflanzen fortgesetzt. Die erstere ergab wieder alle 3 Formen, aber die drei kurzen gaben annähernd 2 Squarehead : 1 normal Compactum : 1 Kurz-Compactum; die Zahlen sind hier so gross, dass das Ausbleiben der Speltoidheterozygoten nicht als zufällig aufgefasst werden kann.

Die Tabelle 6 ist eine Fortsetzung und enthält die Nachkommenschaften der Nr. 549 1918 (Nr. 2 in der Reihenfolge der Tab. 5). Es sind hier eine von den 25 normalen Compactum und alle 9 Kurz-Com-

TABELLE 6. *Unbegrenzte Compactum-Heterozygoten*
(Fortsetzung v. Tab. 5).

Mutterpflanze				Jahr und Nummer	Nachkommen- schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen							
Herkunft	Typus	Halm- länge	Ähren- dicke			Sqh.		Spelt.- het.		Compactum			Zu- sam- men
						u.	b.	u.	b.	normal-het.		Kurz u.	
										u.	b.		
1918—549	Comp.-het.	80	14	1919—903	1	78	—	37	—	82	—	27	224
» »	»	55	—	» —904	1	16	—	9	—	10	—	19	54
				Summe	2	94	—	46	—	92	—	46	278
1918—549	Comp.-het.	50	—	1919—905	1	14	—	—	—	5	—	10	29
» »	»	45	—	» —909	1	6	—	—	—	9	—	10	25
				Summe	2	20	—	—	—	14	—	20	54
1918—549	Comp.-?	40	—	1919—906	1	—	—	—	—	—	—	1	1
» »	»	40	—	» —907	1	—	—	—	—	—	—	2	2
» »	»	40	—	» —908	1	—	—	—	—	—	—	2	2
» »	»	40	—	» —910	1	—	—	—	—	—	—	2	2
» »	»	40	—	» —911	1	—	—	—	—	1	—	6	7
				Summe	5	—	—	—	—	1	—	13	14
1918—549	Comp.-het.	40	—	1919—912	1	—	—	1	—	—	—	2	3
1918—532	Comp.-het.	70	15	1919—893	1	64	—	23	—	51	—	10	148
» —536	»	80	15	» —894	1	102	—	55	—	65	—	27	249
				Summe	2	166	—	78	—	116	—	37	397
1918—536	Comp.-het.	60	—	1919—895	1	39	—	—	—	16	—	22	77
» »	»	55	—	» —896	1	67	—	—	—	19	—	34	120
» »	»	60	—	» —897	1	54 ¹	—	—	—	15	—	35	104
» »	»	50	—	» —898	1	40	—	—	—	23	—	33	96
				Summe	4	200	—	—	—	73	—	124	397
1918—538	Comp.-het.	60	15	1919—900	1	68	—	27	—	98	—	8	201
1918—538	Comp.-het.	45	—	1919—901	1	32	—	—	—	12	—	8	52
» »	»	40	—	» —902	1	15	—	—	—	2	—	9	26
				Summe	2	47	—	—	—	14	—	17	78
1918—538	Sqh.	90	21	1919—899	1	261	—	—	—	—	—	—	261
1918—551	Sqh.-het.	70	19	1919—913	1	108 ¹	—	38 ¹	2	10	—	16	174

pactum ausgesät worden. Diese 10 Compactum-Linien können nach ihren Spaltungsverhältnissen in 3 Gruppen eingeteilt werden: die 1.

¹ Einzelne Zwerge.

Gruppe spaltet in alle 4 Typen, die 2. Gruppe nur in Squarehead, normal Compactum und Kurz-Compactum auf, die 3. Gruppe mit 5 Nachkommenschaften und nur 14 Pflanzen im Ganzen ergibt 13 Kurz-Compactum und nur 1 norm. Compactum.

Die kleine Gruppe, welche ausschliesslich oder fast ausschliesslich Compactum gibt, ist auch dem Aussehen nach von den vorher angeführten Kurz-Compactum-Pflanzen etwas verschieden. In verschiedenen Linien konnte ich die Compactum-Pflanzen in 3 äusserlich verschiedene Typen einteilen:

1) normal Comp., 2) Kurz-Comp. und 3) Zwerg-Comp. Die kürzere Form unterscheidet sich von der normalen nicht nur durch kürzeres Stroh, sondern auch durch spätere Reifezeit und geringere Fruchtbarkeit. Bei dem Zwerg-Compactum findet eine noch schwächere Streckung des obersten Halmgliedes

statt derart, dass die Ähre häufig seitwärts aus der Scheide unterhalb deren Mitte heraustritt. Alle Compactum-Formen bestocken sich stark und weisen zahlreiche dicht gedrängte, ganz aufrechte Triebe auf. Ganz besonders dichtrasig ist das Zwerg-Compactum,



Fig. 2. a Squarehead
b Speltoid-Heterozygote
c norm. Compactum-Het.
d kurz „ „

Aus unbegranntem normal Compactum Nr. 2273, 1921.



Fig. 3. *a* Squarehead
b Speltoid-Heterozygote
c norm. Compactum-Het.
d kurz » »

Aus unbegannem normal Compactum Nr. 2272, 1921.

und da die Triebe auffallend lange auf Schlösslingsstadium verharren, sind die Pflanzen in besonders hohem Grade den Angriffen vor allem der Fritfliege, danach der Rostpilze, Mehltau, *Fusarium* und

TABELLE 7. *Unbegrenzte Compactum-Heterozygoten*
(Fortsetzung v. Tab. 1).

Herkunft	Mutterpflanze			Jahr und Nummer	Nachkommen-schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen							
	Typus	Halm-länge	Ähren-dichte			Sqh.		Spelt.-het.		Compactum			Zu-sam-men
										normal-het.		Kurz u.	
						u.	b.	u.	b.	u.	b.		
1917— 166	Comp.-het.	20	14,5	1918— 575	1	5	—	—	—	8	—	3	16
» »	»	25	16,0	» — 576	1	2	—	—	—	3	—	—	5
1918— 575	Comp.-het.	65	14	1919— 929	1	126	—	—	—	80	—	13	219
1918— 575	Comp.-het.	40	—	1919— 930	1	4	—	—	—	7	—	6	17
» »	»	40	—	» — 931	1	6	—	—	—	10	—	7	23
» »	»	35	—	» — 932	1	15	—	—	—	19	—	15	49
				Summe	3	25	—	—	—	36	—	28	89
1918— 576	Comp.-het.	60	26	1919— 933	1	163	—	51	—	88	—	15	317
1917— 182	Comp.-het.	25	17	1918— 577	1	—	—	—	—	3	—	—	3
1918— 577	Comp.-het.	70	15	1919— 934	1	77	—	27	1	100	—	23	228
» »	»	70	15	» — 935	1	89	—	40	2	81	—	26	238
» »	»	70	14	» — 936	1	36	—	24	—	57	—	5	122
				Summe	3	202	—	91	3	238	—	54	588
1918— 437	Comp.-het.	70	14	1919— 809	1	56	—	20	—	55	—	—	131
» »	»	80	15	» — 808	1	125	—	—	—	130	—	—	255
1919— 808	Comp.-het.	—	—	1920—1500	1	19	—	—	—	9	—	—	28
» »	»	—	—	» —1501	1	12	—	—	—	13	—	—	25
» »	»	—	—	» —1502	1	12	—	—	—	7	—	—	19
» »	»	—	—	» —1503	1	18	—	—	—	5	—	—	23
» »	»	—	—	» —1504	1	7	—	—	—	5	—	—	12
» »	»	—	—	» —1505	1	8	—	—	—	12	—	—	20
» »	»	—	—	» —1506	1	5	—	—	—	3	—	—	8
» »	»	—	—	» —1507	1	4	—	—	—	4	—	—	8
				Summe	8	85	—	—	—	58	—	—	143
1920—1501	Comp.-het.	—	—	1921—2227	1	57	—	1	—	50	—	—	108
» —1503	»	—	—	» —2228	1	49	—	—	—	53	—	—	102
				Summe	2	106	—	1	—	103	—	—	210

allen möglichen Schimmelpilzen ausgesetzt. Wenn es auch einzelnen Sprossen gelingt, im Wachstum voranzukommen und Ähren zu bilden, so sind sie doch noch lange nicht sicher vor Verfolgung. Vor allem sind es die Ohrwürmer, die ganz oder teilweise die jungen, nur halb-

entwickelten Aehren abnagen, sobald sie auf diesem Stadium, die Scheidenränder durch ihre abnorme Dicke auseinanderdrängend, zum Vorschein kommen. Auch breiten sich oft von den abgestorbenen zahlreichen Schossen die Schimmelpilze in so hohem Grade aus, dass die ganze Pflanze zu früh vergilbt und stirbt. Es kommt auch sehr häufig vor, dass die Zwergpflanzen einer Nachkommenschaft gar keine gut entwickelten Körner ergeben.

Es hat sich also gezeigt, dass diese drei äusserlich verschiedenen Compactum-Typen auch drei erblich verschiedenen Typen entsprechen können: der kürzeste und schwächste von allen scheint mitunter den Compactum-Typus konstant zu vererben. Die Schwäche dieser Einteilung nach äusserem Aussehen fällt sofort auf, sobald man berücksichtigt, dass der Zwergwuchs wohl einen Teil des Compactum-Bildes ausmacht, aber doch nur als durch echte oder »falsche« Koppelung mit ihm verbunden aufgefasst werden darf. Gelegentlich kommen, wie die Tabellen zeigen, Zwerge von ganz anderem, Squarehead- oder Speltoidheterozygoten-Typus vor. Die Einteilung nach Habitus bleibt also bei diesen schlecht entwickelten Comp.-Pflanzen immer etwas unsicher. Die Nr. 551 1918 Tab. 5 hat eine Sqh.-ähnliche Pflanze ausser 2 kurz-Comp. gegeben, die weiter als Nr. 913 1919, s. Tab. 6, gezogen wurde. Sie hat noch mehr verwickelte Spaltungszahlen ergeben als die Compactumheterozygoten. Fortgesetzte Untersuchungen über ähnliche begrenzte Squarehead-Heterozygoten sind in der Tabelle 10 mitgeteilt.

Die folgenden zwei Tabellen 7 und 8 umfassen die Nachkommenschaften von vier unbegrenzten Compactumpflanzen, welche später, aber von der ersten Compactum-Pflanze unabhängig, in unbegrenzten Speltoidheterozygoten aufgetreten sind. Die Tabelle 7 erfordert keine nähere Erklärung, die Aufmerksamkeit des Lesers soll nur auf einzelne charakteristische Punkte gelenkt werden. Die Nr. 808 1919 stellt die Nachkommenschaft einer grossen und kräftigen Compactumpflanze dar; sie spaltet Squarehead und Compactum aus, annähernd im Verhältnis 1 : 1. Im Jahre 1920 wurden 8 Compactum-Pflanzen aus dieser Linie weitergezogen, sie spalten weiter nur dieselben zwei Typen aus, aber eine Ueberzahl von Squarehead-Pflanzen, was vermutlich auf eine starke Reduktion des Pflanzenbestandes unter schlechten Wachstumsbedingungen zurückgeführt werden kann, da das Spaltungsverhältnis im Jahre 1921 wieder 1 : 1 beträgt.

In der Tabelle 8 sehen wir ein Beispiel für die Unsicherheit in der Bestimmung der Zwergpflanzen. Von 3 Pflanzen in der Nr. 578

1918, die alle zu kurz-Compactum gerechnet wurden, ergibt eine, Nr. 943, nur Compactum, die zweite nur 3 Squareheadpflanzen, ihr Spaltungsmodus ist unbestimmbar, die dritte aber, Nr. 944, weist 5 sehr spätreife, zwergartige Squarehead-Pflanzen auf.

TABELLE 8. *Unbegrenzte Compactum-Heterozygoten*
(Fortsetzung v. Tab. 1).

Herkunft	Mutterpflanze				Nachkommen- schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen								Zu- sam- men
	Typus	Halm- länge	Ähren- dicke	Jahr und Nummer		Sqh.		Spelt.- het.		Compactum				
						u.	b.	u.	b.	norm.-het.		Kurz u.		
										u.	b.			
1917—185	Comp.-het.	50	16,6	1918—578	1	75	—	42	—	79	—	5	201	
1918—578	Comp.-het.	80	15	1919—937	1	93	—	40	—	92	—	11	236	
»	»	80	15	» 938	1	104	—	37	1	98	—	15	255	
»	»	80	15	» 939	1	83	—	41	—	85	—	18	227	
»	»	70	15	» 940	1	38	—	26	—	44	—	5	113	
»	»	40	—	» 945	1	2	—	1	—	2	—	4	9	
				Summe	6	395	—	187	1	400	—	58	1041	
1918—578	Comp.-het.	60	20	1919—941	1	56	—	—	—	36	—	14	106	
»	»	40	—	» 946	1	12	—	—	—	9	—	5	26	
				Summe	2	68	—	—	—	45	—	19	132	
1918—578	Comp. ?	35	—	1919—943	1	—	—	—	—	1	—	8	9	
»	»	35	—	» 942	1	3	—	—	—	—	—	—	3	
»	»	30	—	» 944	1	—	—	—	—	—	—	—	5	
1918—578	Spelt.-het.	100	42	» 948	1	16	—	122	—	—	—	—	138	
»	»	100	37	» 949	1	10	—	49	—	1	—	—	60	
»	»	100	49	» 950	1	13	—	74	—	1	—	—	88	
»	»	100	40	» 951	1	9	—	44	—	—	—	—	53	
»	»	100	42	» 952	1	22	—	122	—	1	—	—	145	
				Summe	5	70	—	411	—	3	—	—	484	
1918—578	Sqh.	100	26	1919—947	1	246	—	—	—	—	—	—	246	

Die von Compactum stammenden Speltoidheterozygoten der Nr. 578 1918 (Nr. 948—952 1919) spalten wieder Compactum ungefähr im Verhältnis 24 Sqh. : 1 Comp. aus. Dieses Beispiel scheint die Regel zu bestätigen, dass von Compactum stammende Speltoidheterozygoten sich auch in dieser Hinsicht so verhalten wie die von Spelt.-Het. stammenden Spelt.-Het.

¹ Zwerg-Squarehead.

DIE BEGRANNTEN COMPACTUM-HETEROZYGOTEN.

Die Tabelle 9 bildet eine Fortsetzung der Tabelle 2; sie umfasst die Nachkommenschaft der ersten begrannten Compactum-Pflanze, welche in einer Speltoidheterozygoten-Nachkommenschaft, Nr. 93 1916, aufgetreten ist. Sie ergab in der 2. Generation im Jahre 1917 17 Squarehead, 5 Speltoidheterozygoten und 12 Compactum; alle diese Pflanzen wurden mit Ausnahme einer sterilen Squarehead-Pflanze weitergezogen. Aus der Tabelle geht ohne weiteres hervor, dass die begrannten Compactum-Pflanzen Spaltungszahlen ergeben, die mit denen der unbegrannten in hohem Grade übereinstimmen. Eine besondere Besprechung verdienen aber die Squarehead-Pflanzen; 15 von diesen verhielten sich in normaler Weise, da nur eine in der Nachkommenschaft eine einzelne begrannte Speltoidheterozygote aufwies, die 16. dagegen, welche als Nr. 521 1918 besonders angeführt ist, erwies sich als eine Heterozygote, deren Nachkommenschaft ähnliche Spaltungsverhältnisse zeigt, wie die der unbegrannten Squarehead-Heterozygote Nr. 913, 1919 (Tab. 7).

Ueber die nächste Generation dieser Heterozygote gibt die Tabelle 10 Bescheid. Es soll nur noch vorausgeschickt werden, dass dieser Squarehead-Typus etwas niedriger und schwächer ist und etwas dichtere Ähren hat als der begrannte Normaltypus. Von dem Compactum-Typus lässt er sich aber doch ohne Schwierigkeiten nach dem Habitus unterscheiden. In einer Hinsicht weicht er auch von der Ursprungssorte deutlich ab, er ist nämlich auffallend empfindlich gegen Gelbrost; es ist der empfindlichste Typus, den wir in unseren Kulturen gehabt haben, und alle Linien der 3. Generation 1919 haben in Bezug auf Rostangriff ein ganz übereinstimmendes Verhalten gezeigt.

In der Tabelle sind zunächst die Nachkommenschaften von 16 Squarehead-Pflanzen angeführt. Alle diese haben sich als Heterozygoten, wie die Mutterpflanze, erwiesen und scheinen alle nach demselben Schema zu spalten. Die mehr oder weniger günstigen Ueberwinterungsverhältnisse scheinen in diesem Falle die Spaltungszahlen nicht zu beeinflussen. Es wurden von jeder Pflanze 300 Körner ausgesät; die direkt gefundenen Pflanzenzahlen für die verschiedenen Typen stehen infolgedessen in demselben Verhältnis zu einander, wie die dieselben in Prozenten der Aussaatmenge ausdrückenden Zahlen. Wenn nun die Durchschnittszahlen für die 5 grössten und für die 5 kleinsten Nachkommenschaften berücksichtigt werden, kann man sehen, dass das Verhältnis der verschiedenen Typen zu einander ungefähr dasselbe

TABELLE 9. *Begrannte Compactum-Heterozygoten*
(Fortsetzung v. Tab. 2).

Herkunft	Mutterpflanze			Jahr und Nummer	Nachkommen- schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen								
	Typus	Halm- länge	Ähren- dicke			Sqh.		Spelt.-het.			Compactum		Zu- sam- men	
						u.	b.	u.	b.	Zwerg b.	norm.-het. u. b.	Kurz b.		
1916— 93	Comp.-het.	76	15,2	1917—227	1	—	17	—	5	—	—	12	—	34
1917—227	Comp.-het.	—	15,6	1918—557	1	—	15	—	8	—	—	15	1	39
» »	»	—	16,7	» —558	1	1	69	—	21	—	—	62	5	158
» »	»	—	14,8	» —559	1	—	44	—	11	—	—	52	7	114
» »	»	—	14,9	» —560	1	—	50	—	20	—	—	54	6	130
» »	»	—	17,5	» —561	1	—	37	—	15	—	—	40	7	99
» »	»	—	16,8	» —562	1	—	35	—	22	—	—	31	5	93
» »	»	—	16,5	» —563	1	—	12	—	2	—	—	14	3	31
» »	»	—	18,2	» —564	1	1	78	1	39	—	—	74	6	199
» »	»	—	14,0	» —565	1	—	8	—	7	—	—	5	—	20
» »	»	—	15,8	» —566	1	—	18	—	6	—	—	15	5	44
» »	»	—	17,6	» —567	1	1	63	—	24	—	—	77	9	174
» »	»	—	15,7	» —568	1	—	18	—	5	—	—	22	3	48
Summe					12	3	447	1	180	—	—	461	57	1149
1917—227	Spelt.-het.	53	43,0	1918—489	1	—	3	—	22	1	—	1	—	27
» »	»	70	45,2	» —490	1	—	27	—	84	—	—	—	—	111
» »	»	60	54,5	» —491	1	—	32	—	131	—	—	—	—	163
» »	»	72	50,4	» —492	1	—	39	—	152	6	—	2	—	199
» »	»	78	49,7	» —493	1	—	44	—	159	1	—	—	—	204
Summe					5	—	145	—	548	8	—	3	—	704
1917—227	Sqh.	64	29	1918 { 509—20 522—24 }	15	—	2032	—	1	—	—	—	—	2033
1917—227	Sqh.-het.	55	26	1918—521	1	—	99	1	16	—	—	5	20	141
1918—564	Comp.-het.	80	15	1919—919	1	1	69	—	34	—	—	75	4	183
» »	»	75	15	» —920	1	1	88	—	35	—	1	74	13	212
» »	»	80	15	» —921	1	3	70	—	38	—	—	81	5	197
» »	»	90	15	» —922	1	—	85	—	30	—	—	79	7	201
» »	»	80	15	» —923	1	—	86	—	32	—	—	85	9	212
Summe					5	5	398	—	169	—	1	394	38	1005
1918—564	Comp. ?	45	—	1919—925	1	—	2	—	—	—	—	1	3	6
» »	»	45	—	» —924	1	—	1	—	—	—	—	1	11	13
» »	»	45	—	» —926	1	—	—	—	—	—	—	—	6	6
1918—564	u. Sp.-het.	110	43	1919—928	1	16	—	127	5	—	—	—	—	148
» »	u. Sqh.	100	25	» —927	1	130	—	2	—	—	—	—	—	132
» —558	»	100	24	» —918	1	61	15	—	—	—	—	—	—	76
1918—492	Comp.-het.	70	15	1919—845	1	—	30 ¹	—	11	—	—	21	2	64
» »	»	85	15	» —846	1	3	77	—	—	—	—	82	—	162
» »	Sqh.	80	17	» —847	1	1	147 ¹	—	—	—	—	1	—	149

¹ Einzelne Zwerge.

TABELLE 10. *Begrannte Squarehead-Heterozygoten*
(Fortsetzung v. Tab. 9).

Herkunft	Mutterpflanze			Jahr und Nummer	Nachkommen- schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen									Zu- sam- men
	Typus	Halm- länge	Ähren- dicke			Sqh.-het.		Spelt.-het.			Compactum				
						u.	b.	u.	b.	Zwerg b.	normal-het.		Kurz b.		
											u.	b.		b.	
1918—521—	Sqh.-het.	70	19	1919—856	1	—	114	5	35	—	1	11	20	186	
» »	»	80	22	» —857	1	—	119	4	30	—	1	6	33	193	
» »	»	80	20	» —858	1	—	154	3	35	—	—	5	33	230	
» »	»	70	21	» —859	1	—	145	4	35	—	—	5	19	208	
» »	»	80	20	» —860	1	—	126	3	43	—	1	10	37	220	
» »	»	80	20	» —861	1	2	121	9	30	—	4	9	21	196	
» »	»	80	22	» —862	1	—	95	—	26	—	1	5	26	153	
» »	»	80	22	» —863	1	—	105	—	33	—	1	7	20	166	
» »	»	80	23	» —864	1	—	144	2	36	—	—	11	32	225	
» »	»	70	21	» —865	1	—	152	7	35	—	3	7	26	230	
» »	»	80	21	» —866	1	—	144	3	42	—	—	12	32	233	
» »	»	75	18	» —867	1	—	147	1	43	—	—	8	25	224	
» »	»	70	21	» —868	1	—	146	4	41	—	2	16	22	231	
» »	»	75	21	» —869	1	—	145	10	50	—	1	11	35	252	
» »	»	75	21	» —870	1	—	135	5	32	—	—	12	39	223	
» »	»	75	20	» —871	1	—	145	2	30	—	—	11	32	220	
Summe					16	2	2137	62	576	—	15	146	452	3390	
Sqh.															
1918—521	Comp.-het.	60	14	1919—872	1	—	46	—	14	—	—	44	22	126	
» »	»	60	16	» —873	1	—	13	—	3	—	1	11	—	28	
» »	»	45	13	» —874	1	—	18	—	6	—	—	23	7	54	
» »	»	45	14	» —875	1	—	2	—	—	—	—	2	—	4	
» »	»	45	—	» —878	1	—	3	—	1	—	—	2	1	7	
Summe					5	—	82	—	24	—	1	82	30	219	
1918—521	Comp.-het.	30	—	1919—880	1	—	2	—	—	—	—	1	2	5	
» »	»	30	—	» —885	1	—	2	—	—	—	—	—	—	2	
» »	»	30	—	» —887	1	—	1	—	—	—	—	1	—	2	
» »	»	35	—	» —879	1	—	—	—	—	—	1	1	1	3	
» »	»	35	—	» —876	1	—	—	—	—	—	—	1	1	2	
Summe					5	—	5	—	—	—	1	4	4	14	
1918—521	Comp. ?	30	—	1919—882	1	—	—	—	—	—	—	—	1	1	
» »	»	35	—	» —877	1	—	—	—	—	—	—	—	4	4	
» »	»	30	—	» —881	1	—	2	—	—	—	—	—	16	18	
» »	»	30	—	» —883	1	—	—	—	1	—	—	—	5	6	
» »	»	30	—	» —884	1	—	2	—	—	—	—	—	6	8	
Summe					5	—	4	—	1	—	—	—	32	37	
1918—521	Spelt.-het.	80	42	1919—851	1	—	26 ¹	—	130	5	—	1	—	162	
» »	»	80	41	» —852	1	—	27	—	91	2	—	—	—	120	
» »	»	85	38	» —853	1	2	16	2	44	1	—	—	—	65	
» »	»	80	40	» —854	1	—	43	—	96	5	—	—	—	144	
» »	»	75	43	» —855	1	2	41	2	141	3	—	—	—	189	
Summe					5	4	153	4	502	16	—	1	—	680	
1918—521	u. Sp.-het.	100	41	1919—850	1	10	—	25	—	—	—	—	—	35	
1919—856—871	»	—	—	1920	56	63	—	451	2	—	2	—	—	518	

¹ 4 Zwerg-Squarehead.

in beiden Gruppen ist, woraus erfolgt, dass die stärkere Ausmerzung die Spaltungszahlen nicht in merklichem Grade verändert hat.

Wenn die begannten und unbegannten Pflanzen von demselben Typus summiert werden, findet man, in der Reihenfolge der Tabelle angegeben, annähernd die Verhältniszahlen 12:4:1:3, aber die vierte Kategorie, kurz-Compactum, enthält jedenfalls zwei verschiedene Genotypen. Und während die Speltoidheterozygoten in unserem eigenartigen Spaltungsschema sich als komplex-monohybrid, die normalen Compactum-Heterozygoten als dihybrid erweisen, müssen wir die Squarehead-Heterozygoten auf Grund ihrer Spaltungszahlen wohl als trihybrid betrachten.

Eigentümlich erscheint die grosse Zahl unbegannter Pflanzen, welche hier regelmässig unter Speltoid- und

Compactumheterozygoten auftreten. Zufällige Fremdbestäubung mit Pollen von unbegannten Pflanzen scheint in diesem Umfange und mit einer so regelmässigen Verteilung in allen Nachkommenschaften wenig wahrscheinlich zu sein; die Möglichkeit einer solchen kann aber nicht



Fig. 4. a Squarehead-Heterozygote
b Speltoid-Heterozygote
c normale Compactum-Het.
d kurz » »

Aus begannter Squarehead-Heterozygote Nr. 2270, 1921.

TABELLE 11. *Spaltungszahlen in Compactum-Reihen.*

Tabelle Nr.	Mutterpflanze				Anzahl geernteter Pflanzen					Relative Zahlen			
	Typus	Halm- länge	Ähren- dicke	Nachkommen- schaften Zahl	Sqh.	Sp.- het.	Compactum		Zu- sam- men	Sqh.	Spelt.-het.	Comp.	
							norm.	kurz.				norm.	kurz
7	Unbegr. n. Comp.	80	15	1	125	—	130	—	255	—	—	—	—
7	» » »	—	—	2	106	1	103	—	210	—	—	—	—
9	Begr. » »	85	15	1	80	—	82	—	162	—	—	—	—
	Summe	—	—	4	311	1	315	—	627	1	—	1	—
5	Unbegr. n. Comp.	36	18	19	230	105	266	45	646	—	—	—	—
7	» » »	70	15	3	202	94	238	54	588	—	—	—	—
	Summe	—	—	22	432	199	504	99	1234	8	4	10	2
9	Begr. n. Comp. ...	—	16	12	450	181	461	57	1149	—	—	—	—
9	» » » ...	81	15	5	403	169	395	38	1005	—	—	—	—
	Summe	—	—	17	853	350	856	95	2154	8	3	8	1
8	Unbegr. n. Comp.	67	15	6	395	188	400	58	1041	8	4	8	1
6	» » »	68	14	2	94	46	92	46	278	8	4	8	4
10	Begr. n. Comp. ...	51	14	5	82	24	83	30	219	8	3	8	3
5	Unbegr. K. Comp.	19	16	4	19	—	9	11	39	—	—	—	—
5	» » »	43	14	3	107	—	31	40	178	—	—	—	—
6	» » »	56	—	4	200	—	73	124	397	—	—	—	—
6	» » »	43	—	2	47	—	14	17	78	—	—	—	—
8	» » »	50	20	2	68	—	45	19	132	—	—	—	—
	Summe	—	—	15	441	—	172	211	824	2	—	1	1
6	Unbegr. K. Comp.	48	—	2	20	—	14	20	54	—	—	—	—
7	» » »	38	—	3	25	—	36	28	89	—	—	—	—
10	Begr. » »	32	—	5	5	—	5	4	14	—	—	—	—
	Summe	—	—	10	50	—	55	52	157	1	—	1	1
6	Unbegr. K. Comp.	40	—	5	—	—	1	13	14	—	—	—	—
8	» » »	35	—	1	—	—	1	8	9	—	—	—	—
9	Begr. » »	45	—	2	1	—	1	17	19	—	—	—	—
10	» » »	31	—	5	4	1	—	32	37	—	—	—	—
	Summe	—	—	13	5	1	3	70	79	—	—	—	1

ohne weiteres abgelehnt werden, besonders da die begrannten Square-headheterozygoten mit unbegranntem Normaltypus gekreuzt in der F_1 unbegrannte Speltoid- und Compactumheterozygoten ergeben.

Die unbegrannten Speltoidheterozygoten scheinen alle früher und von kräftigerem Wuchs zu sein als der begrannte Typus und zeigen nur eine geringe Rostempfindlichkeit. Von den 62 unbegrannten Speltoidheterozygoten wurden 56 Pflanzen, von jeder je eine Aehre, im Jahre 1920 zur Aussaat benutzt. Diese ergaben im Ganzen 500 Pflanzen, darunter 2 begrannte, woraus man erschen kann, dass die unbegrannten Pflanzen von den benachbarten begrannten Schwesterpflanzen nur in geringem Grade bestäubt werden können.

Von den Compactum-Pflanzen aus der Nr. 521 1918 ist aller Samen ausgesät worden. Sie ergaben 15 Nachkommenschaften, welche sich mit annähernder Sicherheit in drei ungefähr gleich grosse Gruppen einteilen lassen, von welchen die letzte den möglicherweise konstanten Zwergcompactum-Typus darstellt.

Zur vorläufigen Orientierung in den Spaltungszahlen der verschiedenen Compactumheterozygoten sind einige Durchschnittszahlen aus den vorhergehenden Tabellen in der Tabelle 11 zusammengestellt worden. Die erste Gruppe umfasst den normalen, kräftigen Compactum-Typus, welcher nur Squarehead und Comp., annähernd im Verhältnis 1 : 1, ausspaltet. Die folgenden Gruppen werden von Compactumheterozygoten gebildet, die alle 4 Phänotypen, Squarehead, Speltoidheterozygote, norm.-Compactum und kurz-Compactum ausspalten. Die Gruppen unterscheiden sich von einander hauptsächlich durch die kleineren oder grösseren Zahlen für kurz-Compactum. Aber wie die folgenden Gruppen wieder bestätigen, umfasst die Bezeichnung kurz-Comp. wenigstens zwei Genotypen. Einige spalten in Squarehead, norm.-Comp. und kurz-Comp. mit verschiedenen grossen Zahlen für den Compactum-Typus. Aber in den meisten Fällen haben, wie die fortgesetzten Untersuchungen zeigen, die aus dieser Spaltung stammenden norm.-Compactum wieder Speltoidheterozygoten in ihrer Nachkommenschaft ergeben; es scheint also in diesem Typus eine recht komplizierte Heterozygote vorzuliegen. Es ist möglich, dass die anderen (die letzte Gruppe) einen konstanten Zwerg-Compactum-Typus repräsentieren; in diesem Falle müssen aber die hier auftretenden abweichenden Pflanzen durch zufällige Fremdbestäubung verursacht worden sein. Leider ist der vom Zwerg-Compactum ausgespaltete Squarehead noch nicht in einem Umfange untersucht worden, der eine Entscheidung in dieser Frage zulassen würde. In einem einzigen Falle hat sich ein solcher Squarehead als heterozygotisch erwiesen (Nr. 913, 1919).

ZWERGARTIGE SPELTOIDHETEROZYGOTE.

Eine charakteristische Gruppe von halbsterilen Pflanzen ist in den Tabellen 2 und 9 in der Rubrik »Zwerg-Speltoidheterozygote« angeführt. Es handelt sich hier um niedrige und sehr zarte Pflanzen; ihre Ähren haben normale Länge, sind aber in der oberen Hälfte vollkommen steril, während die unteren Ähren ganz fertil erscheinen. (S. Fig. 1). Von einer Reihe solcher Pflanzen wurden im Jahre 1918 Körner ausgesät; die Resultate sind in der Tabelle 12 zusammengestellt. Der Zwergtypus spaltet hier in Squarehead und Speltoidheterozygoten.

TABELLE 12. *Begrannte Zwerg-Spelt.-Heterozygoten.*

Herkunft	Mutterpflanze			Jahr und Nummer	Nachkommen-schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen						
	Typus	Halm-länge	Ähren-dichte			Normaler Grösse				Zwerg		Zu-sammen
						Sqh.		Spelt.-het.		Sqh.	Spelt.-het.	
						u.	b.	u.	b.			
1918—492	Zwerg Sp.-het.	60	43	1919—839	1	—	1	—	2	4	7	14
» »	»	70	44	» —840	1	—	—	1	—	1	4	6
» »	»	65	40	» —841	1	1	—	—	1	—	1	3
» »	»	65	35	» —842	1	—	1	—	—	2	3	6
» »	»	70	39	» —843	1	—	—	—	—	7	8	15
» »	»	60	44	» —844	1	—	1	1	2	1	—	5
» —488	»	62	44	» —836	1	1	—	—	1	3	4	9
» »	»	70	42	» —837	1	1	—	1	2	16	12	32
» —489	»	68	45	» —838	1	1	1	—	1	7	14	24
» —493	»	—	—	» —847a	1	—	—	1	—	5	4	10
Summe					10	4	4	4	9	46	57	124

rozygoten im Verhältnis 1 : 1. Die ausgespaltete Squarehead-Form ist, ähnlich wie die zugehörige Speltoidheterozygote, niedrig und schwach, in den oberen Ähren teilen steril, wodurch sie den eigentlichen Squareheadhabitus einbüsst. Aber ausser den Zwergformen werden ungefähr $\frac{1}{5}$ normale Pflanzen, ebensoviel Sqh. wie Spelt.-Het., mit und ohne Grannen, ausgespaltet. Auf den ersten Blick scheint es am einfachsten zu sein, anzunehmen, dass die normalen Pflanzen zufälliger Fremdbestäubung ihr Entstehen verdanken. Nun aber standen die Zwergspeltoiden verborgen inmitten eines Bestandes von konstant begannten Pflanzen: es ist also recht unwahrscheinlich, dass zufällige Fremdbestäubung ebensoviel begannte wie unbegannte Pflanzen hat ergeben können. Auch haben sich die normalen Pflanzen bei fortge-

TABELLE 13. *Zwerg-Kolben- und Spät-Kolben-Heterozygoten.*

Herkunft	Mutterpflanzen Typus	Jahr und Nummer	Nachkommen- schaften Zahl	Anzahl geernteter Pflanzen				
				Sqhl.	Zwerg- Kolben	Spät- Kolben	Perenne	Zu- sam- men
1918— 532	Zwerg-Kolben	1919— 892	1	19	83	—	—	102
1919— 892	Zwerg-Kolben	1920—1676	1	5	12	—	—	17
» »	Spät-Kolben	» —1677	1	—	—	12	16	28
» »	Zwerg-Kolben	» —1678	1	6	5	—	—	11
» »	»	» —1679	1	2	8	—	—	10
» »	»	» —1680	1	2	9	—	—	11
» »	»	» —1682	1	3	4	—	—	7
» »	»	» —1683	1	6	10	—	—	16
» »	»	» —1684	1	3	11	—	—	14
» »	»	» —1685	1	—	3	—	—	3
1919— 892	Squarehead	1920—1686—90	5	29	—	—	—	29
1920— 148	Zwerg-Kolben	1921—2150	1	14	16	—	—	30
» — 149	»	» —2151	1	13	10	1	—	24
» — 154	»	» —2155	1	4	6	—	—	10
» »	»	» —2156	1	10	7	—	—	17
» —1676	»	» —2251	1	9	11	—	—	20
» »	»	» —2252	1	21	21	—	—	42
» —1679	»	» —2255	1	25	13	—	—	38
» —1680	»	» —2256	1	10	17	—	—	27
» —1684	»	» —2257	1	12	16	—	—	28
Summe			9	118	117	1	—	236
1920— 154	Zwerg-Kolben	1921—2154	1	19	52	—	—	71
» — 155	»	» —2157	1	14	33	1	—	48
Summe			2	33	85	1	—	119
1920—1677	Spät-Kolben	1921 —2253	1	—	2	26	39	67
» »	»	» —2253 a	1	—	7	26	34	67
» »	»	» —2254	1	—	7	20	24	51
Summe			3	—	16	72	97	185

setztem Anbau als konstant normal erwiesen und haben keine Zwergpflanzen wieder ausgespaltet. Nur der unbegrannte Squarehead spaltete wieder in unbegrannt und begrannt, aber mit einer viel zu geringen Zahl für begrannte Pflanzen. Die Nachkommenschaften von 4 solchen Pflanzen ergaben nämlich bezw. 17 u : 0 b, 8 u : 2 b, 17 u : 0 b, 21 u : 2 b, im Ganzen also 63 u : 4 b. Typische Zwergspeltoidheterozygoten konnten namentlich in begrannten, von Compactum stammenden Spel-

tiodheterozygoten-Nachkommenschaften mit grosser Sicherheit festgestellt werden. Sterilität und Zwergwuchs sind nicht unbedingt an einander gebunden; sterile Ährenspitzen kommen auch in einzelnen Linien bei kräftigen Pflanzen vor.

ZWERG-KOLBEN.

Eine andere eigentümliche Form, die das erste Mal in einer von Compactum stammenden Compactumnachkommenschaft Nr. 532, 1918 (Tab. 5, S. 18) auftrat, habe ich als Zwerg-Kolben bezeichnet (Fig.



Fig. 5. *a* Squarehead
b Zwerg-Kolbenweizen, Heterozygote.
 Aus Zwerg-Kolbenweizen Nr. 2256, 1921.

5). Es ist ein Typus von niedrigem Wuchs, mit sehr zahlreichen schwachen Halmen und lockeren, offenen, kolbenähnlichen Ähren. Er schosst um 4 Wochen später als der Normaltypus und gibt wenige, meistens nicht so gut entwickelte Körner. Die Tabelle 13 illustriert die Vererbungsverhältnisse. Die erste Pflanze ergab in der Nachkommenschaft 19 kräftige Squarehead-Pflanzen von normaler Zeitigkeit und 83 Zwerg-Kolbenpflanzen, welche zwar alle spät, aber nicht einheitlich im Typus waren. Einige näherten sich im Aussehen dem Squarehead-Typus und konnten gleichzei-

fig. wie Nr. 1677 zeigt, sehr abweichende Spaltungszahlen aufweisen. Die meisten Zwerg-Kolbenpflanzen spalteten in Squarehead und Zwerg-Kolben im Verhältnis 1 : 1, es scheint hier aber ein »Umschlagen« zum Verhältnis 1 : 3 oder 1 : 4 stattzufinden.

SPÄT-KOLBEN.

Ein weiterer heterozygotischer Typus, den ich als Spät-Kolben bezeichne (Fig. 6.) spaltet keine frühen Formen ab, hingegen aber einen ungemein späten Perennis-Typus, welcher in seiner Entwicklung dem auf S. 14 beschriebenen

Perennis-Typus gleicht, auch darin, dass er seine Ähren um 10 Wochen später wie der Normaltypus entwickelt. Die untersten Ähren-Internodien strecken sich bedeutend schwächer als bei dem vorhin beschriebenen Perennistypus, sodass die Ähre aus den langen, fest zusammenschliessenden

Scheiden gar nicht empor wachsen kann und diese zu sprengen ebensowenig imstande ist. Nur durch

ein Aufschlitzen der Scheiden ist es mir gelungen, einige Ähren zur vollen Entwicklung zu bringen. Diese heterozygotische Form spaltet in Spätkolben und Perennistypus ungefähr im Verhältnis 1 : 1; es kommen aber ständig einige Pflanzen vom Zwerg-Kolbentypus vor; ob sie dieselben



Fig. 6. a Perennis-Typus
b Spät-Kolbenweizen
Aus Spät-Kolbenweizen Nr. 2253 a, 1921.

Spaltungsresultate geben, wird die Zukunft zeigen. Diese beiden Typen, der Zwerg- und der Spätkolben, scheinen also denselben Bastard darzustellen, der eine spaltet aber nur den frühen Normaltypus, der andere nur den sehr späten und unfruchtbaren Perennistypus ab.

SPONTAN AUSSPALTENDE HOMOZYGOTISCHE SPELTOIDEN.

Die lange vergeblich erwartete Speltoid-Homozygote trat zum ersten Male in einer einzigen Linie im Jahre 1919, dann wieder im

TABELLE 14. *Spontan ausspaltende Speltoidhomozygoten.*

Herkunft	Mutter- pflanze Typus	Jahr und Nummer	Nachkommen schafften Zahlen	Anzahl geernteter Pflanzen									
				Sqh.		Speltoiden				Comp.		Zu- sam- men	
						het.		hom.					
				u.	b.	u.	b.	u.	b.	u.	b.		
1917— 167	u. Sp.-het.	1918— 341	1	15	—	65	1	—	—	—	—	81	
1918— 341	u. Sp.-het.	1919— 709	1	9	—	63	—	—	14	—	—	86	
» »	b. Sp.-het.	» 710	1	6	—	44	—	—	51	—	—	101	
1919— 710	u. Sp.-het.	1920—1366—81 ...	16	29	—	251	1	—	—	—	—	281	
» »	b. Sp.-hom.	» 1383—98 ...	16	—	—	4	—	—	105	—	—	109	
» »	Sqh.	» 1365, 1382,											
		1399	3	50	—	—	—	—	—	—	—	50	
» 709	b. Sp.-hom.	» 1826	1	—	—	—	—	—	29	—	—	29	
1920—1488	u. Sp.-het.	1921—2222	1	5	—	60	—	—	17	—	—	82	
» »	» »	» 2223	1	22	—	61	—	—	9	—	—	92	
» »	» »	» 2224	1	3	—	17	—	2	—	—	—	22	
» 1489	» »	» 2225	1	2	—	40	—	—	23	—	—	65	
» 1490	» »	» 2226	1	4	—	19	1	—	1	—	—	25	
1919— 815	u. Sp.-het.	1920—1835	1	2	—	15	—	—	2	—	—	19	
1920—1835	u. Sp.-het.	1921—2266	1	14	—	68	1	—	7	—	—	90	
» »	b. Sp.-hom.	» 2265	1	—	—	—	—	—	4	—	—	4	
» »	u. Sqh.-het.	» 2267	1	31	3	19	9	—	—	3	—	65	

Jahre 1920 in einer einzigen und im Jahre 1921 in mehreren Linien auf. Die nähere Uebersicht über diese spontan ausgespalteten Speltoidhomozygoten liegt in der Tabelle 14 vor. Die ersten von diesen, Nr. 709 und 710 1919, gehören zu einer Linie, in deren fortgesetztem Anbau ein Jahr übersprungen wurde; sie kam nämlich im Jahre 1915—16 gar nicht zur Aussaat. Für die erste Speltoid-Heterozygote entfällt die Bastard-Generation (der F_2 entsprechend) auf das Jahr 1915.



Fig. 7. *a* unbegannter Squarehead
b und *c* unbegrannte Speltoid-Heterozygoten
d begrannte Speltoid-Homozygote

Aus unbegannter Speltoid-Heterozygote Nr. 2098, 1921.

Die Homozygote wird also in diesem Falle bereits in der 5. Generation ausgespaltet. Das Mutterbeet, Nr. 341 1918, zeigte sonst nichts Auffälliges, ausser einer schwach begannnten Speltoidheterozygote, welche

Seite an Seite mit einer unbegannnten Schwesterpflanze ausgesät wurde. Diese unbegannnte Heterozygote, Nr. 709, wies eine Halm-länge von 95 cm und eine Aehrendichtigkeit von 40 mm auf, für die begannnte Heterozygote, Nr. 710, waren die entsprechenden Zahlen bzw. 90 cm und 48 mm. Beide spalten in genau dieselben 3 Typen, wenn auch mit anderen Zahlenverhältnissen.

Die Homozygote ist besonders leicht kenntlich, sie hat eine mehr ausgebreitete Blattrosette, aufsteigenden Wuchs, schwächeres Stroh und steht im Gewicht durchschnittlich um 30—40 % hinter der Heterozygote zurück. Zeitigkeit und Höhe sind ungefähr dieselben, die Aehre ist aber viel offener bei den Homozygoten; sie wiesen im Jahre 1919 eine Aehrendichtigkeit von 60—64 mm, gegen die von 44 mm für die Heterozygoten, auf. Schliesslich ist die Homozygote begannnt und hat ebenso feste und steife Hüllspelzen wie die typischen Sorten von *Triticum Spelta*. Die Homozygote ist im Jahre 1919 in eine Reihe Kreuzungen eingegangen, deren Resultate im Folgenden mitgeteilt werden sollen; ausserdem wurden Körner von 16 Heterozygoten und 16 Homozygoten und 3 Squarehead-pflanzen aus der Nr. 710 im Herbst 1919 ausgesät. Es ist auffallend, dass keine von diesen 16 Heterozygotennachkommenschaften (Nr. 1366—81, 1920) auch nur eine einzige Homozygote ergab; nur in einer Nachkommenschaft trat eine begannnte Heterozygote auf (Tab. 14). In den Homozygotennachkommenschaften zeigten sich 4 unbegannnte Heterozygoten; der Pflanzenbestand war hier stark gelichtet, auf 100 ausgesäte Körner sind nur 12 Pflanzen geerntet worden. Die Homozygoten haben anscheinend am stärksten gelitten, da die angrenzenden Parzellen dreimal so hohe Pflanzenzahlen aufweisen. Die 4 Heterozygoten entsprechen hiernach einer zufälligen Fremdbestäubung von 1—2 %. Bei fortgesetztem Anbau ist im Jahre 1921 nur eine Heterozygote in 1000 Homozygoten gefunden worden. Es ist also recht wahrscheinlich, dass die Fremdbestäubung von Nachbarpflanzen innerhalb derselben Parzelle herrührt.

Die nächste Homozygote zeigte sich in der 7. Bastardgeneration im Jahre 1920. Ihre Mutterpflanze wurde in der Nr. 815, 1919 (Tab. 3) gefunden und wich auffallend ab von allen übrigen Pflanzen derselben Parzelle durch längere Hüllspelzen und offenere Aehren, von 55 mm Aehrendichtigkeit. Sie spaltete im Jahre 1920 2 Squarehead, 15 Speltoidheterozygoten und 2 Homozygoten aus; ähnliche Spaltungszahlen finden wir bei der Speltoidheterozygote Nr. 2266 im Jahre 1921. Diese Speltoidhomozygote war aber im Typus von der vorhin be-

schriebenen recht verschieden; sie war spät und zart, fast zwergartig, mit dicht gedrängten ganz aufrechten Halmen (Fig. 8). Die Ähre war ebenfalls sehr locker, aber wenig fruchtbar. Die hierher gehörende Squarehead-Form ist niedriger und hat eine an der Spitze dichtere Ähre wie der Normaltypus dieser Serie; sie ist ausserdem halb-begrannt, ungefähr wie Bastarde zwischen begrannt und unbegrannt. Wie die Tabelle 14 zeigt, spaltet eine Squarehead-Pflanze dieser Linie trihybrid in Bezug auf Typuseigenschaften — ausserdem spaltet sie begrannte Pflanzen aus.

Die Pflanzen aller drei Typen für sich waren sehr gleichartig in Bezug auf Habitus und Grössenverhältnisse. Zur Erläuterung dieser letzteren soll der Durchschnittswert der Gewichtszahlen, für alle Pflanzen in Gramm angegeben, als Gewicht pro Pflanze angeführt werden; dieser betrug für Squarehead 57, für Speltoid-heterozygote 84 und für die Homozygote 7.

In einem dritten Falle haben sich die Homozygoten in der 8. Bastardgeneration, und zwar gleichzeitig, in einer Reihe von Linien mit gemeinsamer Grossmutter gezeigt (vgl. Nr. 801, 1919, Tab. 4). Vier von



Fig. 8. *a* begrannte Speltoid-Homozygote
b unbegrannte Speltoid-Heterozygote
c » Squarehead-Heterozygote
 Aus unbegrannter Speltoid-Heterozygote Nr.
 2266, 1921.

diesen Linien ergaben begrannte Homozygoten, ungefähr von demselben Typus wie Nr. 709 und 710, 1919; in der fünften aber, Nr. 24, trat eine sehr kräftige unbegrannte Homozygote auf. Eigentümlicherweise scheint jede dieser Linien nach einem besonderen Zahlenverhältnis zu

spalten. Die Nr. 24 und 26 stammen von halbsterilen Pflanzen, und die Mehrzahl der Speltoidheterozygoten gehört diesem späten, kräftigen, aber wenig fruchtbaren Typus an. Erst die nächste Generation wird zeigen, ob die Homozygoten auch fernerhin in denselben Verhältnissen wie hier ausgespaltet werden.

Auch in einigen anderen Linien sind im Jahre 1921 zum ersten Male einzelne schwache Homozygoten aufgetreten. Die Spaltungszahlen werden später, gleichzeitig mit den Spaltungszahlen in F_2 nach künstlicher Kreuzung, besprochen werden.

TABELLE 15. *Gewicht pro Pflanze in Speltoidheterozygoten-Nachkommenschaften 1918.*

Feld-Nummer		Nachkommen- schaften Zahl	Pflanzenzahl		Gewicht pro Pflanze in Gramm		Ver- hältnis
1917	1918		Sqh.	Sp.- het.	Sqh.	Sp.- het.	Sqh. Sp.-het.
Unbegr. Spelt.-het.							
163	301—16	16	233	1440	62,2	42,7	1,46
164	317—22	6	80	345	75,0	36,9	2,03
167	323—41	19	256	1170	59,4	41,7	1,42
171	343—67	25	630	3406	67,0	45,0	1,49
172	368—77	10	240	1457	64,1	40,5	1,58
177	378—94	17	348	1740	72,7	34,7	2,10
186	395—414	20	473	2731	58,1	30,0	1,94
188	416—29	14	311	1653	56,5	26,5	2,13
189	430—50	21	366	1917	60,1	32,6	1,84
Summe		148	2937	15859	63,2	36,8	1,72
Begr. Spelt.-het.							
215	457—61	5	193	178	62,1	40,0	1,55
220	462—66	5	53	228	66,0	39,5	1,67
222	467—71 } 475—83 }	14	370	1324	67,2	38,0	1,77
223	484—88	5	160	584	56,9	33,4	1,70
227	489—93	5	145	556	59,4	31,3	1,90
Summe		34	921	2870	63,1	35,4	1,78

UEBER DIE GRÖSSENVERHÄLTNISSE DER VERSCHIEDENEN TYPEN.

Aus dem Vorausgeschickten geht hervor, dass in der langen, von der Speltoidheterozygote Nr. 48 1915 sich ableitenden Nachkom-

menschaftenreihe, nicht nur in Bezug auf Form sondern auch in Bezug auf Zeitigkeit, Fruchtbarkeit und Grössenverhältnisse, recht verschiedene Typen ausgespaltet wurden. Häufig sieht es aus, wenn man nur eine einzelne Reihe betrachtet, als ob Sterilität, späte Entwicklung oder zwergartiger Wuchs mit einem bestimmten Formentypus verknüpft wären; es zeigt sich aber regelmässig mit dem Anwachsen des Versuchsmaterials, dass es sich nur um echte oder scheinbare Koppelungen zwischen Form- und Grössenfaktoren handeln kann.

Zu dem gelegentlich vorhin über die Grössenverhältnisse Angeführten will ich noch einige

Durchschnittsgewichte pro Pflanze hinzufügen. Die Tabelle 15, welche bereits besprochen wurde, zeigt, wie



Fig. 9. Verschiedene Grösstentypen von Speltoid-Homozygoten.

a begrannt aus Nr. 2266, 1921

b » » » » 2174, »

c » Svalöf II Nr. 2275, 1921

d unbegrannt Svalöf I » 2279, »



Fig. 10. Verschiedene Grössentypen von Speltoid-Heterozygoten

- | | | | | |
|---|------------------|---------|-------|------|
| a | begrannter Zwerg | aus Nr. | 2136, | 1921 |
| b | unbegannter „ | „ | 2113, | „ |
| c | begrannt | „ | 2101, | „ |
| d | „ | „ | 2009, | „ |

gleichartig das Gewichtsverhältnis zwischen Squarehead und Speltoidheterozygote innerhalb der verschiedenen Speltoidreihen noch im Jahre 1918 war. Später wurde diese Gleichmässigkeit öfters unterbrochen, hauptsächlich deshalb, weil zum Weiteranbau in grossem Umfange in erster Linie vom Typus abweichende Pflanzen gewählt wurden.

Zunächst sollen Zahlen für die Speltoidhomozygoten angeführt werden. Die Grössenunterschiede innerhalb dieses Typus sollen 4 Pflanzen aus dem Jahrgang 1921 zum Ausdruck bringen (vgl. Fig. 9). Um auch die extremen Fälle heranzuziehen, habe ich, über den Rahmen meines eigenen Materials hinausgreifend, Gewichtsbestimmungen an zwei mir von Dr. ÅKERMAN, freundlich überlassenen Formen vorgenommen, welche im Jahre 1921 zum

Vergleich mit meinem Material ausgesät wurden. Dies waren »Svalöf I, unbegrannte Speltoidhomozygote«, aus Pansarweizen stammend und »Svalöf II, begrante Speltoidhomozygote«, aus der Kreuzung Pansar × Fylgia. Für die in Fig. 9 dargestellten Formen stellen sich die Gewichte pro Pflanze wie folgt:

Speltoid-homozygote	Nr. im Jahre 1921	Pflanzen- zahl	Gewicht pro Pflanze gr.
Unbegr. Svalöf I	2277	112	105
	2278	96	106
	—	208	106
Begr. Svalöf II	2275	63	78
	2276	111	78
	—	174	78
Begr. aus Nr. 710 1919	2093	88	58
	2094	105	49
	2095	78	56
	—	271	54
Begr. aus Nr. 1835 1920	2065—66	10	7

Die kräftigste Speltoidhomozygote wiegt also 15 mal so viel wie die schwächste.

Begrannter Squarehead	Nr. 1921	Pflanzen- zahl	Gewicht pro Pflanze gr.
Aus Nr. 822, 1919	2053	96	66
	2077	120	68
	2085	126	69
	—	342	68
Aus Nr. 862, 1919	2147	85	54
Aus Nr. 851, 1919	2237	127	54
	—	212	54
	2235	74	31
Aus Nr. 851, 1919	2236	28	36
	—	102	34

Sobald dieselben Squareheadformen in gemischtem Bestand aufwachsen (in spaltenden Parzellen), erlangen sie ein relativ höheres

Gewicht in den Fällen, in welchen die Speltoidheterozygoten am schwächsten und ein relativ niedriges Gewicht, wo dieselben am kräftigsten sind; es werden somit in der Regel die kräftigsten Squarehead-Formen mehr und die schwächsten weniger wiegen im gemischten wie im reinen Bestand.

Begr. Spelt.-Heterozygote	Nr. 1921	Pflanzenzahl		Gewicht pro Pflanze	
		Sqh.	Sp.-Het.	Sqh.	Sp.-Het.
Aus Nr. 822, 1919	2051	42	54	82	61
	2052	33	28	61	41
	2054	56	40	73	41
	2030	58	55	80	50
	2031	64	47	85	49
	—	253	224	77	48
Aus Nr. 831, 1919	2232	34	85	68	56
» » 851, »	2101	36	73	62	47
» » 862, »	2148	33	95	65	49
» » 871, »	2271	31	63	56	39
» » 872, »	2248	36	92	51	38
Aus Nr. 851, 1919	—	170	408	60	46
	2100	6	65	23	52
	2240	16	101	26	50
	2241	11	81	27	55
	—	33	247	25	52

Der heterozygotische Squarehead gehört zu den verhältnismässig schwachen Sqh.-Formen, ist aber in Bezug auf Grössenverhältnisse auch variabel.

Begrante Squarehead-Heterozygote	Nr. 1921	Pflanzenzahl			
		Sqh.-Het.	Sp.-Het.	n. Comp.	k. Comp.
Aus Nr. 871, 1919	2269	87	6	—	17
	2270	60	11	4	11
	—	147	17	4	28
Gewicht pro Pflanze in Gr.					
	2269	55	42	—	6,5
	2270	59	32	30	7,5
	—	57	37	30	7

Für den unbegrannten Compactum-Typus liegen folgende Gewichtszahlen vor:

Unbegrannte Normal Compactum-Het.	Nr.	Pflanzenzahl		
	1921	Square-head	Spelt.-Het.	n. Comp.
Aus Nr. 894, 1919	2258	41	13	47
» » 898, »	2260	31	11	28
» » » »	2261	45	17	61
» » 943, »	2272	24	9	22
	—	141	50	158
» » 943, »	2273	32	8	35
		Gewicht pro Pflanze in Gr.		
	2258	98	25	35
	2260	87	68	48
	2261	111	37	57
	2272	137	46	44
	—	108	44	46
	2273	56	31	34

Unbegrannte Compactum-Het.	Nr.	Pflanzenzahl		Gewicht pro Pflanze in Gr.	
	1921	Sqh.	Comp.	Sqh.	Comp.
Aus Nr. 808, 1919	2227	57	48	88	44
	2228	49	48	114	50
	—	106	96	101	47

Die Schwesterlinien Nr. 2272 und 2273, von welchen die erste von einer grossen, die zweite von einer kleinen Normal-Compactumpflanze stammt, zeigen eine überaus deutliche Spaltung in Pflanzengrösse. Die verschiedenen Grössenkategorien dieser zwei Linien stellen Fig. 2 und Fig. 3, demselben Masstab photographiert, dar.

Ferner können zur Erläuterung der Grössenverhältnisse zwischen Heterozygoten und Homozygoten, bei spontaner Ausspaltung der letzteren, folgende Zahlen dienen:

Unbegrannte Spelt.-Heterozygote	Nr. 1921	Pflanzenzahl			Gewicht pro Pflanze in Gr.		
		Sqh. het.	Speltoiden		Sqh. het.	Speltoiden	
			Het.	Hom.		Het.	Hom.
Aus Nr. 815, 1919	2266	14	68	(10)	57	84	7
» » 801, »	2225	—	40	23	—	75	48

Wie bereits Fig. 5, S. 34 zeigt, gehört auch der Zwerg-Kolben-Typus zu den schwächsten Typen; beispielsweise können folgende Zahlen angegeben werden:

Unbegrannte Zwerg-Kolben-Het.	Nr. in 1921	Pflanzenzahl		Gewicht pro Pflanze in Gr.	
		Sqh.	Zwerg-Kolben	Sqh.	Zwerg-Kolben
Aus Nr. 892, 1919	2150	14	16	78	20
	2151	13	10	106	25
	—	27	26	92	23

Diese Beispiele sollen ein Bild von der durchgreifenden, diskontinuierlichen Variation in Pflanzengröße innerhalb dieser Speltoidenreihe geben.

DIE KONSTANZ DES SQUAREHEAD-TYPUS.

Die ganze Speltoidenserie ist infolge einer »Mutation« in einer Squareheadlinie entstanden; die Frage liegt nahe, ob dieses Phänomen wiederholt, und, wenn dies der Fall wäre, mit welcher Häufigkeit, auftreten kann. Die erste Squarehead-Linie Nr. 59, 1914 gab eine Speltoidheterozygote. Von sechs aus derselben Linie abgeleiteten Squareheadlinien zu je 100 Pflanzen, ergab eine wieder 2 Speltoidheterozygoten; von diesen zeigte eine im Jahre 1916 ganz ähnliche Spaltungszahlen wie die ursprüngliche Heterozygote. Ferner wurden die 5 konstanten Squareheadlinien, sowohl zwecks Vermehrung des Materials, als auch zu Versuchszwecken, weitergezogen, und es konnten ständig in diesen Squareheadkulturen bei sorgfältiger Durchmusterung einzelne Speltoidheterozygoten gefunden werden. Von grösserem Interesse sind aber die »Mutationen«, welche in Squarehead-Linien unter Kontrolle entstanden. Es sind wohl gelegentlich in den vorhergehenden Tabellen einige Nachkommenschaften von

Squarehead-Pflanzen neben Nachkommenschaften von heterozygotischen Schwesterpflanzen zum Vergleich angeführt worden; es liegen aber viele solcher Nachkommenschaften vor. In der folgenden Tabelle 16 sind alle hierher gehörenden Squarehead-Kulturen vom Jahre 1915 bis 1921 incl. zusammengestellt und in Gruppen nach dem Typus der Mutterpflanze geordnet.

In der ersten Gruppe, Squarehead nach Sqh.-Mutterpflanze, sind

TABELLE 16. Konstanz der Squarehead-Typus nach verschiedenen Muttertypen gezogen.

Typus und Herkunft	Nachkommen- schaften			Anzahl geernteter Pflanzen						
	Summe	mit Sp.-H.	mit Comp.	Squarehead		Sp.-Het.		Comp.		Zu- sam- men
				unbgr.	bgr.	u.	b.	u.	b.	
Unbegrannter Squarehead nach Squarehead	20	2	—	2078	—	3	—	—	—	2081
Spelt.-Heterozygote	17	2	1	2227	1	3	—	1	—	2232
Compactum-Het.	5	1	—	845	—	2	—	—	—	847
F_2 nach Kreuzung	11	—	1	1377	—	—	—	1	—	1378
Summe	53	5	2	6527	1	8	—	2	—	6538
Begrannter Squarehead nach Squarehead	4	—	—	—	380	—	—	—	—	380
Spelt.-Heterozygote	12	2	—	—	1715	—	2	—	—	1717
Compactum-Het.	22	3	2	2	2753	—	3	—	2	2760
F_2 nach Kreuzung	3	2	—	2	333	—	3	—	—	338
Summe	41	7	2	4	5181	—	8	—	2	5195
Unbegrannter Squarehead nach Begr.-Spelt.-Heterozyg.	29	1	1	365	81	1	1	1	—	449
F_2 nach Kreuzung	19	6	2	1632	460	5	5 ¹	4	—	2106
Summe	48	7	3	1997	541	6	6	5	—	2555
Zusammen	142	19	7	14251		28		9		14288

jedoch nur 2 Squarehead-Generationen eingeführt und von einzelnen Linien, welche ununterbrochen 7 Jahre, 1915—21, weitergezogen wurden, nur die zwei ersten Jahre berücksichtigt worden. Diese Linien waren in den folgenden 5 Jahren konstant. Unter der Bezeichnung » F_2 nach Kreuzung» sind sämtliche von Squarehead-Pflanzen in F_1 abgeleiteten Linien zusammengeschlagen worden, ohne Rücksicht darauf, welchem von den drei Haupttypen die Elternpflanzen

¹ 1 Homozygote.

angehört haben. Schliesslich ist der von begrannten Speltoidheterozygoten abgeleitete unbegrannte Squarehead und F_2 nach Kreuzung zwischen begrannten und unbegrannten Formen, jedes für sich, behandelt worden.

Im Ganzen umfasst danach die Tabelle 16 142 Nachkommenschaften, von welchen 19 Speltoidheterozygoten und 7 Compactumheterozygoten abgespaltet haben. Es sind insgesamt auf ungefähr 14,200 Squarehead 28 Speltoidheterozygoten und 9 Compactumpflanzen geerntet worden, oder bezw. 2,0 ‰ und 0,5 ‰ von beiden Typen. Gibt es eine Möglichkeit, das Auftreten dieser abweichenden Typen durch andere wie ausschliesslich innere Ursachen zu erklären? Zunächst muss die Möglichkeit einer Einmischung erörtert werden; diese Frage kann dahin beantwortet werden, dass die Speltoiden überhaupt nur auf Versuchsparzellen vorkamen, ferner, dass man zur Aussaat vorher abgezählte Körner benutzt hat, welche nach Markkörvorrichtungen mit der Hand ausgelegt wurden. Auf genau dieselbe Weise ist der Squarehead in diesen Untersuchungen behandelt worden. Eine Einmischung auch nur von einem einzigen fremden Korn sollte also im Vorhinein ausgeschlossen sein. Ferner müssten die eingemischten Pflanzen angesichts dessen, dass begrannte und unbegrannte Formen in annähernd gleichem Umfange gezüchtet waren, ungefähr gleich häufig begrannt wie unbegrannt sein, ohne Rücksicht auf die diesbezügliche Beschaffenheit der Versuchsnummern, in denen sich die vermeintlichen Einmischungen zeigten; es ist damit unvereinbar, dass die unbegrannten Squarehead-Kulturen nur unbegrannte Speltoiden oder Compactum, und begrannte nur begrannte Pflanzen von diesen Typen ergeben. Es weist also im allgemeinen nichts darauf hin, dass Einmischungen vorkommen können; nur ein einziger Fall berechtigt einen Verdacht in dieser Richtung, in dem eine begrannte Squarehead-Pflanze in unbegranntem Squarehead aufgetreten ist im Jahre 1919, in welchem in üblicher Weise um das Versuchsfeld herum eine Schutzzone von begranntem Sqh. mit Maschine ausgesät wurde.

Es soll hiernach untersucht werden, ob Fremdbestäubung mit Hilfe von Wind oder Insekten eine plausible Ursache für das Auftreten von Speltoiden abgeben kann. Eine Bestäubung von unbegrannten Squarehead-Formen mit Pollen von begrannten Pflanzen ergibt normalerweise in F_1 nur unbegrannte Pflanzen. Die Konstanz des unbegrannten Squarehead kann also nicht als Masstab für die Häufigkeit zufälliger Fremdbestäubung gebraucht werden. Dagegen ergeben

begrannte Squarehead-Pflanzen nach Bestäubung mit Pollen von unbegrannten Pflanzen, ganz gleich, von welchem Typus; nur unbegrannte Nachkommen in F_1 . Wenn wir danach annehmen, dass die 4 in begranntem Squarehead vorkommenden unbegrannten Pflanzen von Fremdbestäubung herrühren, dann müssen sie, da gleichzeitig ungefähr dieselbe Frequenz für fremden Pollen von begrannten und unbegrannten Pflanzen vorausgesetzt werden muss, ca. 8 Bastarden entsprechen, also ungefähr derselben Zahl, mit welcher die Speltoidheterozygoten in der begrannten Serie auftreten. Es ist nun aber, was aus den folgenden Untersuchungen hervorgeht, überhaupt nicht gelungen, weder durch die Verbindung Squarehead \times Speltoidheterozygote, noch Squarehead \times Compactum in F_1 Spelt.-Het. zu erhalten. Und Speltoidhomozygoten haben sich überhaupt erst im Jahre 1919 gezeigt und sind erst in den Jahren 1920 und 1921 in etwas grösserem Umfange angebaut worden, während die Anzahl der Speltoid-»Mutationen« über die verschiedenen Jahrgänge einigermaßen gleichmässig verteilt erscheint. Die »Mutationen« lassen sich also vermutlich nicht auf zufällige Fremdbestäubung zurückführen. Nur der Compactum-Typus kann in F_1 nach Kreuzungen Squarehead \times Compactum entstehen, aber nur ca. $\frac{1}{8}$ dieser F_1 weist den Compactum-Typus auf; da ausserdem der Comp.-Pollen nur einen kleinen Bruchteil der gesamten, freischwebenden Pollenmasse ausmachen kann, wird es auch hier vergeblich sein, zu Fremdbestäubung, als Ursache für die Entstehung dieses Typus, Zuflucht zu nehmen. Es bleibt also nichts anderes übrig als anzunehmen, dass sowohl Speltoid- wie Compactum-Heterozygoten, ohne Fremdbestäubung als direkte Ursache, aufgetreten sind.

Es blieb, wie Tab. 16 zeigt, ohne merklichen Einfluss auf die Anzahl der »Mutanten«, ob Squarehead, Speltoidheterozygoten oder Compactum den mütterlichen Typus für die Ausgangs-Squarehead-Pflanze darstellten, hingegen haben die Squarehead-Pflanzen, welche im Begrannungsfaktor Heterozygoten waren, ungefähr die doppelte Zahl »Mutanten« gegeben wie die anderen. Der Begrannungsfaktor zeigt aber in so vielen anderen Verbindungen eigenartige Komplikationen mit dem Speltoidenkomplex, sodass dieser Umstand eher dazu geeignet ist, die Auffassung zu stützen, dass die Speltoidheterozygoten ohne äussere Veranlassung vom Squarehead abgespaltet wurden. Noch eine Möglichkeit für die Entstehung der Spelt.-Het. in diesem Material infolge von Fremdbestäubung könnte darin liegen, dass der Speltoidheterozygoten-Pollen, welcher weder bei Selbstbestäubung noch bei Kreuzungen, infolge der Elimination den Speltoidkomplex

überführen kann, sein Verhalten bestimmten Squarehead-Pflanzen gegenüber ändern und wirksamen Speltoid-Pollen liefern könnte. In solchen Fällen müssten aber die »Mutanten« vorzugsweise in von Speltoidheterozygoten stammendem Squarehead vorkommen, welcher während der Blütezeit in direkter Berührung mit blühenden Spelt.-Het. war; aber wie die Tabelle zeigt, ergeben solche Squarehead-Pflanzen keineswegs mehr Speltoidheterozygoten wie die in anderer Gesellschaft aufgewachsenen. Man hat im Ganzen in von Spelt.-Het. abgeleitetem Squarehead auf 3949 Sqh.-Pflanzen 5 Spelt.-Het. und 1 Compactum gefunden oder ca. 1,3 ‰ Speltoidheterozygoten. Es ist demnach sehr wahrscheinlich, dass dieselben inneren Ursachen bei der Entstehung der ersten wie auch der später erschienenen Speltoidheterozygoten gewirkt haben. Und diese Auffassung wird dadurch gestützt, dass die verhältnismässig spärliche Literatur darüber bereits zeigt, dass die Erscheinung recht allgemein in neuen Linien nach Kreuzungen auftritt. Es kann daher nicht überraschend sein, wenn sie sich innerhalb derselben Linie wiederholt.

REZIPROKE KREUZUNGEN ZWISCHEN NORMALTYPUS UND SPELTOIDHETEROZYGOTE.

Wie früher erwähnt, wurden im Jahre 1919 eine Reihe Kreuzungen vorgenommen; diese wurden freundlichst von Herrn VIGGO LUND ausgeführt. Zur Kontrolle wurde in jeder Kreuzungsserie eine von den kastrierten und in Pergaminsäcke eingeschlossenen Ähren unbestäubt gelassen; sämtliche Kontrollähren haben kein einziges Korn angesetzt. Man sollte also annehmen, dass Selbstbestäubung nur in äusserst geringem Maasse die Kreuzungsergebnisse stören können; hingegen besteht eine Fehlerquelle, die sich auch manchmal bemerkbar macht, darin, dass während der künstlichen Bestäubung, die 1 bis 2 Tage nach dem Kastrieren vorgenommen wird, die von ihren Pergaminsäcken befreiten Ähren für fremden, in der Luft schwebenden Pollen, zugänglich sind. Wenn sich auch gelegentlich daraus Schwierigkeiten ergeben könnten, so scheint dies doch im Allgemeinen für die Resultate ohne Bedeutung zu sein.

Die Kreuzungsergebnisse sind in den Tabellen 17 und 18 mitgeteilt. In dieser Kreuzungsreihe erstreckt sich jede künstliche Bestäubung auf eine Ähre; daneben wurde von den beiden Elternpflanzen je eine Ähre isoliert und zum Vergleich mit den Bastarden in F_1 (je 20 Körner von jeder) ausgesät. Einige von den in die Kreuzungen einge-

zogenen Normaltypen stammen nicht von der Speltoidenreihe ab und können nicht zum Squarehead-Typus gerechnet werden; dies sind die Nummern 984, 985 und 974. Die zwei ersten sind Linien aus dem Tystofter Standweizen, der, wie bereits erwähnt, die Ursprungssorte für die Squarehead-Nummer 59, 1914 und hiermit für die ganze Speltoidenreihe darstellt; Nr. 974 ist eine Linie aus einem rotspelzigen,

TABELLE 17. F_1 nach Kreuzung Normaltypus ♀ \times Speltoid-Heterozygote ♂ 1920.

Nr. der P-Pflanzen		Anzahl geernteter Pflanzen					
		P-Pflanzen geselbstet				F ₁	
		Normaltypus ♀		Spelt.-het. ♂			
		♀	♂	Normal	Spelt.-het.	Normal	Spelt.-het.
772,5	× 772,2	17	0	3	14	3	0
»	× 772,1	»	»	1	18	7	0
772,6	× 772,4	19	0	2	17	1	0
811,2	× 811,1	15	0	3	16	8	0
»	× 810,1	»	»	2	15	16	0
812,1	× 811,3	16	0	0	15	4	0
821,1	× 822,2	19	0	7	10	1	0
»	× 822,1	»	»	1	10	4	0
822,4	× 822,2	18	0	7	10	8	0
984,2	× 774,4	17	0	3	15	15	0
985,3	× 774,1	18	0	3	13	5	0
985,4	× 774,5	19	0	1	4	12	0
774,2	× 774,1	19	0	3	13	5	0
822,6	× 894,1	20	0	2	14	3	0
822,7	× 894,1	16	0	2	14	6	0
822,8	× 894,1	17	0	2	14	5	0

begrannnten Kolbenweizen, der ebenfalls eine mehr lockere Aehre als der Squarehead-Typus besitzt. In den Tabellen werden diese Formen, mit dem Squarehead zusammen, als Normaltypus, im Gegensatz zu Speltoidheterozygoten, bezeichnet. Die Tabelle 17 umfasst 16 Bastardierungen zwischen Normaltypus und Speltoidheterozygoten. In allen 16 Fällen ergibt F_1 nur Pflanzen vom Normaltypus und gar keine Heterozygoten. Die Tabelle 18 umfasst 25 Bastardierungen zwischen Speltoidheterozygoten und Normaltypus. In F_1 verhalten sich 24 von diesen wie die Mutterpflanze, die 25. aber gibt nur 6 Normalpflanzen. Es wird also hier die Speltoidanlage, übereinstimmend mit einigen von NILSSON-EHLE mitgeteilten Resultaten (1917—21), mit dem Pollen

TABELLE 18. F_1 nach Kreuzung Speltoidheterozygote ♀ × Normaltypus ♂ 1920.

Nr. d. P-Pflanzen		Anzahl geernteter Pflanzen					
		P-Pflanzen geselbstet				F_1	
		Spelt.-Heterozyote ♀		Normaltypus ♂			
		♀	♂	♀	♂		
♀	♂	Normalt.	Spelt.-Het.	Normalt.	Spelt.-Het.	Normalt.	Spelt.-Het.
772,1 × 772,5		1	18	17	0	1	8
» × 772,6		»	»	19	0	0	7
» × 974,1		»	»	20	0	0	5
772,2 × 772,6		3	14	19	0	0	7
» × 772,5		»	»	17	0	1	9
» × 974,1		»	»	20	0	1	7
772,3 × 974,1		2	16	20	0	1	11
» × 772,5		»	»	17	0	0	5
» × 772,6		»	»	19	0	2	10
772,4 × 772,6		2	17	19	0	1	18
» × 772,5		»	»	17	0	1	9
772,7 × 974,1		2	17	20	0	2	7
810,1 × 812,1		2	16	16	0	0	8
» × 812,2		»	»	15	0	1	21
811,1 × 812,2		3	16	15	0	3	17
» × 812,1		»	»	16	0	0	23
811,3 × 812,1		0	15	16	0	0	6
» × 812,2		»	»	15	0	0	17
Summe		15	129	317	0	14	195
851,2 × 851,3		5	9	6	0	0	3
709,3 × 709,4		1	15	16	0	1	2
774,1 × 985,3		3	13	18	0	1	6
822,1 × 822,4		1	10	18	0	2	4
» × 821,1		»	»	19	0	0	7
822,2 × 821,1		7	10	19	0	5	4
» × 822,4		»	»	18	0	6	0

überhaupt nicht überführt, und da gleichzeitig die Speltoidheterozygoten in den meisten Linien in bedeutend grösserer Zahl wie der Normaltypus ausgespaltet werden, so muss sie andererseits in einer überwiegenden Zahl Eikerne enthalten sein und sich nur durch dieselben geltend machen.

Es findet hier also eine Art Geschlechtsdifferenzierung statt, die ich mit NILSSON-EHLE den Ausdruck bei HUGO DE VRIES entlehrend, als Heterogamie bezeichnen will. Diese Bezeichnung wird von mir in et-

was weiterem Sinne als von NILSSON-EHLE angewandt, um dem Verlauf der Prozesse, die als hierher gehörend angesehen werden müssen, auch in meinem Material zu entsprechen. In die Heterogamieerscheinungen schliesse ich einerseits die Elimination männlicher Speltoidgameten ein, welche, sobald sie absolut ist, zu denselben Resultaten führt bei Bestäubungen mit Speltoidheterozygoten-Pollen wie mit Pollen vom Normaltypus; andererseits rechne ich zu diesen Erscheinungen eine Vermehrung von Eizellen (Reduplikation) mit der Anlage für den einen, hier Speltoid-Typus, auf Kosten der die Anlage für den anderen, hier Normal-Typus, tragenden Eizellen. Wenn sowohl Gameten-Elimination wie Reduplikation vollkommen sind, sodass der Pollen nur die Anlagen für den einen Typus, die Eizellen nur die Anlagen für den anderen Typus mit sich führen, wird die Heterogamie vollkommen, und umgekehrt, ist eine von diesen Erscheinungen partiell, wird auch die Heterogamie partiell. In dem Folgenden sollen verschiedene Fälle partieller Heterogamie näher besprochen werden.

Die bei den ersten 18 Kreuzungen, Tabelle 18, gebrauchten Mutterpflanzen zeigen bei Selbstbestäubung einigermassen einheitliche Resultate, indem sie zusammen 15 Normalpflanzen und 129 Speltoidheterozygoten, also annähernd das Verhältnis 1 : 9 ergeben. Diese Pflanzen wurden, wie alle F_1 -Generationen, in Kisten mit sterilisierter, larvenfreier Erde gezogen und wiesen auf 160 Körner 150 Pflanzen auf, hatten also ein ebenso hohes Keimungsprozent wie die Vaterpflanzen vom Normaltypus. Es kann also keine Rede davon sein, dass das Zahlenverhältnis zwischen Normal-Typus und Speltoidheterozygoten durch verschieden grosse Keimfähigkeit oder Sterblichkeit während der Entwicklung beträchtlich verschoben werden konnte. Die Gesamtzahl der Pflanzen ist aber zu gering, um die Zahlenverhältnisse genau feststellen zu können. Auf Grund der vorliegenden Resultate muss angenommen werden, dass auf 8—10 Eizellen mit Speltoidanlage eine mit Normaltypusanlage entfiel. F_1 zeigt merkwürdigerweise durchgehend die Tendenz, einen noch niedrigeren Anteil von Normalpflanzen zu geben wie die selbstbestäubten Mutterpflanzen, nämlich insgesamt 14 Normalpflanzen und 195 Speltoidheterozygoten oder 1 : 14. Wenn auch die Zahlen zu klein sind, um mit Sicherheit behaupten zu können, dass die Wirkung von fremdem Normalpollen bei diesen Pflanzen von der Wirkung von eigenem Pollen verschieden ist, verdient diese Tatsache doch Beachtung. Dieser relative Niedergang in der Anzahl von Normaltypuspflanzen kann also nicht durch verschiedene Zahlen von Normaltypusanlage tragenden Eizellen erklärt werden, da es sich ja um dieselben

TABELLE 19. *Einfluss von fremdem Pollen auf d. Spaltungszahlen.*

Herkunft	Jahr und Nummer	Anzahl geernteter Pflanzen						Relative Zahlen Sq. : Sp.
		Sqh.		Spelt.-Het.		Comp.	Zu- sam- men	
		u.	b.	u.	b.	u.		
1917—198	1918— 441...	16	—	81	—	—	97	1 : 5
1918—441	1919— 810...	20	—	150	—	1	171	—
» »	» 811...	11	—	134	—	—	145	—
	Summe	31	—	284	—	1	316	1 : 9
1918—441	1919— 812...	152	—	—	—	—	152	—
1919—810, ₁ Sp. × 812, ₁ Sq.	1920— 24...	—	—	8	—	—	8	—
» » » × 812, ₂ »	» 25...	1	—	21	—	—	22	—
» 811, ₁ » × » »	» 27...	3	—	17	—	—	20	—
» » » × 812, ₁ »	» 28...	—	—	23	—	—	23	—
» 811, ₃ » × » »	» 33...	—	—	6	—	—	6	—
» » » × 812, ₂ »	» 34...	—	—	17	—	—	17	—
	Summe	4	—	92	—	—	96	1 : 23
1919—810, ₁ Sp.	1920— 26...	2	—	15	—	—	17	—
» 811, ₁ »	» 29...	3	—	16	—	—	19	—
» 811, ₃ »	» 35...	—	—	15	—	—	15	—
	Summe	5	—	46	—	—	51	1 : 9
1920—27.....	1921—2039...	15	—	100	—	—	115	—
» 28.....	» 2040...	15	—	117	—	—	132	—
» 34.....	» 2040 a	16	—	97	2	—	115	—
	Summe	46	—	314	2	—	362	1 : 7

Mutterpflanzen handelt; falls dieser Unterschied mehr wie zufällig ist, legt er die Vermutung nahe, dass fremder Pollen relativ weniger lebenskräftige Homozygoten gibt wie der eigene. Bei künstlicher Bestäubung gibt in der Regel nur ein Teil der bestäubten Blüten Ansatz; es lässt sich somit nicht entscheiden, ob die unbefruchteten Eizellen vorzugsweise die Anlage für den einen oder den anderen Typus besaßen.

Ueber die hier behandelten Verhältnisse geben Tabelle 3 und 19 näheren Aufschluss.

Es erfordern noch die letzten Kreuzungen in der Tabelle 18 eine Besprechung. Diese zeigen keine Tendenz zur Verringerung der Anzahl der Normaltypus-Pflanzen. Die Nummern 821 und 822 spalten

im Verhältnis 1 : 1, was also nur Elimination von männlichen Speltoidgameten, aber keine Reduplikation bedeutet; die Pflanze 822,₁ ist aber eine unbegrannte Pflanze in dieser begrenzten Linie und vermutlich durch Fremdbestäubung entstanden, worauf auch die Spaltungszahlen hinweisen. Schliesslich soll noch die Kreuzung $822,2 \times 822,1$ genannt werden, welche in F_1 6 Pflanzen vom Normaltypus aber keine Speltoidheterozygoten zeigt, während die Mutterpflanze 822,₂ bei Selbstbestäubung 7 Pflanzen vom Normaltypus und 10 Speltoidheterozygoten ergibt. Dieses Resultat könnte eine Tendenz in entgegengesetzter Richtung, wie die bei den Kreuzungen 1—18 beobachtete, andeuten.

Die Tabelle 19 gibt nähere Aufklärung über den Einfluss fremden Pollens auf die Heterogamie, indem sie die vorhin mitgeteilten Resultate in genealogischen Zusammenhang wiedergibt. Die Linie Nr. 441 1918 weicht von ihrer Stammserie darin ab, dass sie ca. 1 Woche früher schosst, wie dies im allgemeinen in der Speltoidheterozygoten-Serie üblich ist und schliesst sich in dieser Beziehung wie auch in Bezug auf die Höhe und Ährendichtigkeit des Normaltypus am nächsten dem Tystofter Standweizen, von dem die ganze Serie stammt, an. Obwohl spontan, wahrscheinlich infolge Kreuzung, entstanden, weist sie in den folgenden Generationen keine Spaltungen in Bezug auf Zeitigkeit auf. Das Verhältnis Normaltypus : Spelt.-Het. war im Jahre 1919 1 : 9, im Jahre 1920 ergaben isolierte Ähren ebenfalls dieses Verhältnis, während F_1 nach künstlicher Bestäubung mit Normalpollen von derselben Linie das Verhältnis 1 : 23 zeigte. In F_2 war das Verhältnis wieder 1 : 7, die Pflanzenzahl war hier aber stark reduziert: von 600 Körnern wurden 362 Pflanzen geerntet, während diese Zahlen im Jahre 1919 bzw. 400 und 316 waren; es war hier also Raum für eine grössere Reduktion von Speltoidheterozygoten wie von Normaltypuspflanzen. Es hat demnach den Anschein, als ob die Zahl der Normalpflanzen in F_1 bis zur Hälfte auf die Zahl reduziert wäre, die bei Selbstbestäubung in derselben Linie in den Jahren 1919—20 und 1921 gefunden wurde.

BETRACHTUNGEN ÜBER DAS ENTSTEHEN UND DIE NATUR DER SPELTROIDHETEROZYGOTEN.

NILSSON-EHLE wiederholt im Jahre 1920 seine früher (1917) vorgebrachte Auffassung der eigentümlichen Speltoidheterozygoten mit folgenden Worten:

»Die Spaltung ist eine ganz typische Mutationsspaltung, von gewöhnlicher Spaltung infolge natürlicher Kreuzung vollkommen verschieden.« Dieser Anschauung kann ich mich im Prinzip anschliessen. In den drei hier ausgespalteten Haupttypen treten die drei Unterarten *T. vulgare*, *T. Spelta* und *T. compactum* zum Vorschein, jede mit ihrem charakteristischen Aussehen; ein Verhalten, wie es für einen »Artbastard«, der nicht gleichzeitig Sortenbastard ist, angenommen werden dürfte. Wenn mit dem Ausdruck »Gene« Unterschiede in Chromosomenbeschaffenheit bezeichnet werden, könnte man sich vorstellen, dass diese Komplexmutation einen Bastard darstellt, der in einem Chromosomenpaar heterozygotisch ist; die homologen Chromosomen eines solchen Allelomorphenpaares müssen sich aber dann in mehreren Genen unterscheiden, welche mit einander so stark gekoppelt sind, dass ein »crossing-over« nur in geringem Umfange vorkommt. Von derselben Auffassung ausgehend müssen wir den typischen Compactumbastard als in mindestens 2 und den heterozygotischen Squarehead als in mindestens 3 Chromosomenpaaren differierend ansehen. Die folgenden Untersuchungen zeigen aber, dass man hier mit einer neuer Komplikation rechnen muss, mit einer Art heterogamen Chromosomenbindung, die im Wesentlichen als darin bestehend gedacht werden muss, dass die homologen Chromosomen eines Allelomorphenpaares bei der Befruchtung nicht immer nach Zufallsgesetzen in freier Kombination zusammenkommen und alle möglichen Verbindungen verwirklichen, sondern dass in bestimmten Fällen 2 (oder 3) Chromosomen von 2 (oder 3) verschiedenen Allelomorphenpaaren ständig aneinander gebunden vorkommen, sodass sie beide gleichzeitig entweder gegenwärtig sind oder fehlen, in den männlichen Gameten, und dass dieses Phänomen zur gleichen Zeit in den weiblichen Gameten auftritt, wo es dieselben oder auch andere Chromosomenpaare betreffen kann. Als Zeitpunkt, in dem diese infolge des Bindungsphänomens ungleiche Chromosomenverteilung endgültig festgelegt wird, muss das Reduktionsstadium gedacht werden. (Etwas ähnliche Komplikationen scheinen auch bei *Oenothera* vorzukommen, HERIBERT-NILSSON 1920, FRIEDA COBB 1920).

Nachdem ich die eigentümlichen Vererbungsverhältnisse der Komplexmutation auf diese Weise angedeutet habe, will ich nun die Frage behandeln, wie man sich das Zustandekommen einer »Mutation« von der Beschaffenheit und dem Umfange denken kann. Zunächst scheint es mir von Wichtigkeit zu sein, dass diese »Mutation« im allgemeinen nichts prinzipiell Neues, sondern nur Kombinationen

von alten, z. T. sehr alten und wohl bekannten Typen hervorbringt; ferner, dass das Phänomen die Geneigtheit zeigt, sich zu wiederholen, nicht nur derart, dass der Normaltypus ständig aufs neue Speltoidheterozygoten abzuspalten vermag, sondern auch derart, dass diese letzteren Compactum-Heterozygoten geben können, die sowohl den Normaltypus wie Spelt. Het. abspalten, welche beide wieder in Speltoid-Heterozygoten oder Compactum-Heterozygoten »mutieren« können. Schliesslich muss auch beachtet werden, dass die »Mutation« mit Vorzug in neuen Sorten nach Kreuzung aufzutreten pflegt. Die »Mutationen« scheinen also demnach in Kombinationen und Rekombinationen von Elementen zu bestehen, die den Typus als solchen bestimmen. Ein immer wiederkehrender Umschaffungsakt scheint mir ganz unwahrscheinlich zu sein. Es liegt nahe anzunehmen, dass die Elemente, Gene, welche den einen Formtypus hervorrufen, auch in dem anderen gegenwärtig sein können, aber in verschiedener Anzahl und verschiedener Kombination.

Lässt sich dieser Gesichtspunkt mit unseren Kenntnissen des Vererbungsmechanismus vereinen?

Dieser Mechanismus ist, dank den an Bedeutung und Umfang gleich hervorragenden Untersuchungen der MORGAN'schen Schule, für einen Organismus, *Drosophila melanogaster*, näher bekannt. Es fragt sich nur, inwiefern sich die aus der besonderen Beschaffenheit dieses Organismus gewonnenen Erfahrungen für andere Organismen, im einzelnen für Weizen, verallgemeinern lassen. In den folgenden Sätzen habe ich versucht das auszudrücken, was nach meiner Meinung Anspruch auf allgemeine Gültigkeit haben müsste. 1) »Die Chromosomen sind Träger von Anlagen, »Genen«, welche den Genotypus bestimmen.« 2) »Die einzelnen Gene sind in bestimmten Chromosomen lokalisiert.« 3) »Innerhalb eines Chromosoms sind sämtliche Gene linear und immer in derselben Folge angeordnet.« Aber selbst angenommen, dass diese Sätze auch für den Weizen gelten, bleibt doch ein grosser Unterschied zwischen diesen beiden Organismen, *Drosophila* und Weizen, übrig, der auch im Bau des Zellkernes seinen Ausdruck findet, z. B. in der Chromosomenzahl und »crossing-over«-Tendenz, in Geschlechtsdifferenzierung usw. usw., und die Verschiedenheiten in so vielen Beziehungen müssen auch im Verlauf der Vererbungserscheinungen ein sehr verschiedenes Bild ergeben.

Zuerst habe ich daran gedacht, die Ursache der eigentümlichen Spaltungsverhältnisse in verschiedenen Chromosomenzahlen der in Frage stehenden Unterarten suchen zu müssen, die Resultate neuerer

Untersuchungen haben aber die Unhaltbarkeit dieser Annahme gezeigt. Mein Gedankengang ist nun der folgende.

Drosophila hat in den Gameten 4 Chromosomen, welche typische Unterschiede in Grösse, Form und Genenanordnung zeigen. Sie bilden nur 3 homologe Paare, ausser dem heterogenen Geschlechtschromosomenpaar. Für andere Artenreihen sind oft verschiedene Chromosomenzahlen nachgewiesen worden (WINGE 1917), die ein Vielfaches einer für die betreffende Reihe charakteristischen Grundzahl nach der Formel $x = na$ (x = haploide Chromosomenzahl) ausmachen, welche beim Weizen nach den Untersuchungen von SAKAMURA und seinen Mitarbeitern $x = n7$ ist; sie beträgt nämlich bei *T. monococcum* 7, bei *T. dicoccum* und einigen anderen Arten 14, bei *T. Spelta*, *compactum* und *vulgare* 21 (KIYAHARA 1919). Nun zeigen die Chromosomen eine grosse Beständigkeit in Bezug auf die Anlagen, deren Träger sie sind; *Drosophila simulans* z. B. bietet eine Reihe Mutationen dar, welche den Mutationen bei *Drosophila melanogaster* entsprechen und von einer Gruppierung der Gene in derselben Reihenfolge wie die der entsprechenden Allelomorphen bei dieser letzteren zeigen (STURTEVANT 1921). In Anlehnung an diese Erscheinung kann man annehmen, dass bei Arten, welche als haploide Chromosomenzahl $x = na$ aufweisen, die Chromosomen gruppenweise, n Chromosomen in einer Gruppe, von gleicher Beschaffenheit sein können, derart also, dass in somatischen Zellen n -Chromosomenpaare identische Allelomorphenpaare tragen können. Mit anderen Worten hätte man es hier mit echter Polymerie zu tun, welche bei *Drosophila* unbekannt ist. Nun könnte man als Konsequenz einer solchen Polymerie annehmen, dass bei der Befruchtung zwei Chromosomen im Rahmen einer Gruppe ihren Platz wechseln könnten, ohne die Lebensfähigkeit des aus dieser Befruchtung hervorgehenden Individuums zu beeinträchtigen. Angenommen, dass Chromosom Nr. 1 sich von Chromosom Nr. 2 nur darin unterscheidet, dass ersteres den Faktor für rote Spelzenfarbe besitzt, welcher dem anderen fehlt, so wird man bei einem Platzwechsel einen Doppel-Bastard von der Formel $Rr Rr$ erhalten, mit einer Abspaltung von Rezessivweissen weiterhin. In einer rotspelzigen Linie würde das Phänomen sich als »Verlustmutation« äussern und gleich gefunden werden müssen, während die entsprechende »Plusmutation« $RR RR$ im allgemeinen nur durch langjährige Kreuzungen aufgedeckt werden könnte. Man müsste also, falls diese »Mutationsform« bei dem Weizen einigermaßen verbreitet wäre, ständig nur »Verlustmutationen« und nur äusserst selten die entsprechenden »Plusmutationen« finden kön-

nen. Tatsächlich betont NILSSON-EHLE, nur Verlustmutationen gefunden zu haben. Wenn aber ein solcher Chromosomenwechsel überhaupt »Mutationen« verursachen kann, könnte er gelegentlich zwischen mehr differierenden Chromosomen stattfinden. Er könnte dann bei verwandten Sorten analoge Komplexmutationen hervorrufen, welche gewisse gemeinsame Züge hätten, aber im Einzelnen doch verschieden wären. Eine solche Komplexmutation ist vermutlich die Speltoiden-»mutation«, welche allgemein in neuen durch Kreuzung gebildeten Sorten aufzutreten scheint.

Einer zweiten Möglichkeit, welche Mutationen von der eben angedeuteten Art nicht ausschliesst, habe ich im Laufe der Untersuchungen eine immer grössere Wahrscheinlichkeit zuschreiben müssen. Diese kann man dahin zusammenfassen, dass der Normaltypus eine zusammengesetzte Heterozygote darstellt, welche infolge fast vollkommener Heterogamie den eigenen Typus fast konstant zu vererben pflegt. Diese Möglichkeit kann durch folgendes Schema illustriert werden:

$$\begin{array}{rcccl} \text{♀} & AAA & BBB & CCC & \dots \\ \text{♂} & BBB & AAA & CCC & \dots \end{array}$$

Stellt man sich nun vor, dass die zwei ersten Chromosomengruppen, *A* und *B*, sich bei der Bildung der männlichen Gameten immer in einer bestimmten und bei der Bildung der weiblichen immer in der entgegengesetzten Ordnung gruppieren, dann muss man eine konstant »falsche« Homozygote erhalten. Wenn nun durch gelegentliche Kreuzung der die Heterogamie regulierende Mechanismus in Unordnung geraten würde, könnte man Komplexmutationen, wie die hier in Frage stehenden Heterozygoten, erhalten, welche eine mehr oder weniger ausgesprochene partielle Heterogamie mit Chromosomenbindungen innerhalb der Gruppen *A* und *B* zeigen würden, wie sie auch im Folgenden beschrieben werden sollen. Und nimmt man an, dass die Selbstfruchtbarkeit und der kräftige Wuchs unserer Kultursorten zum Teil ihren Grund in der Heterosis (EAST und JONES, 1919) hat, dann kann daraus eine Erklärung für das Auftreten der zahlreichen sterilen, später, zwergigen Typen innerhalb dieser Mutationsreihe abgeleitet werden. Von diesem Standpunkte aus sind die Untersuchungen, welche bis jetzt über Speltoidmutationen bei Weizen vorgenommen wurden, von nur vorläufiger und orientierender Natur. Die Resultate meiner bisherigen Untersuchungen lassen sich, wie es mir scheint, alle ohne Zwang in ein solches Schema einordnen.

Eine direkte Stütze für die Auffassung, dass die Chromosomen hier

in Gruppen zu drei auftreten, sehe ich darin, dass bei Quetschpräparaten von Antheren, die mit Essigsäure-Methylgrün gefärbt wurden, häufig im Reduktionsstadium, bei ca. vierhundertfacher Vergrößerung 7 distinkte Chromatingebilde (Chromosomengruppen) unterschieden werden konnten. In Verbindung mit den älteren Autoren, welche diese Zahl als x Zahl für *T. vulgare* angeben, könnte diese Beobachtung darauf hindeuten, dass die Chromosomen in bestimmten Stadien der heterotypen Teilungsprozesse Gruppen zu drei bilden.

DAS VERHÄLTNISS ZWISCHEN SPELTOIDKOMPLEX UND BEGRANNUNG.

Ich verwende die alte Formulierung des Allelomorphen unbegrannt — begrannt, welche in unbegrannnten Pflanzen einen dominierenden, die Begrannung unterdrückenden Hemmfaktor annimmt. Wird der Hemmfaktor U genannt, so besteht der Allelomorph aus U = unbegrannt und u = begrannt. Spontan auftretende unbegrannnte Speltoidheterozygoten in begrannnten Linien und umgekehrt begrannnte Pflanzen in unbegrannnten Linien waren, wie zahlreiche Beispiele in den Tabellen zeigen, sofort konstant oder wiesen nur einzelne Pflanzen von entgegengesetztem Typus auf, welche möglicherweise Vizinisten waren. Spontan auftretende, unbegrannnte Squarehead-Pflanzen in begrannnten Linien haben sich gewöhnlich als Bastarde von der Formel Uu erwiesen und haben, wie erwartet, wieder begrannnte Pflanzen abgespaltet.

Zur näheren Aufklärung dieser eigentümlichen Komplikation zwischen Begrannnungs- und Speltoiden-Anlage soll die Tabelle 20 dienen, welche Resultate von einigen Kreuzungen zwischen unbegrannnten Speltoidheterozygoten und begrannntem Normaltypus aufweist. In F_1 scheinen nicht alle Pflanzen echt zu sein; in der zuerst angeführten Serie ist als Pollenträger eine rotspelzige begrannnte Normalpflanze verwendet worden, während die meisten Mutterpflanzen weisspelzig waren, und die unbegrannnten Speltoidheterozygoten haben fast alle weisse Spelzen gezeigt. Auf dieses Verhalten, das weniger einfach sein kann als es aussieht, kommen wir noch einmal zurück. In der Nr. 44 schliesslich ist als Pollenträger ein unbegrannnter Squarehead von der Formel Uu benutzt worden.

Diese Resultate lassen sich am einfachsten auf Grund einer Kopplung zwischen dem Faktor u und der Speltoidanlage formulieren. Nun sind, wie Tabelle 14 zeigt, fast alle bisher in meinem Material

TABELLE 20. *Unbegrante Speltoidheterozygote* × *begrannter Normal-Typus*.

H e r k u n f t	Jahr und Nummer	Anzahl geernteter Pflanzen					Zu- sam- men
		Normal- typus		Spelt.- het.		Comp.	
		u.	b.	u.	b.		
<i>F</i> ₁							
772, ₁ u. Sp.-het. ♀ × 974 bgr. Norm. ♂	1920— 3	—	—	—	5	—	5
772, ₂ » » × » » »	» — 7	1	—	2	4	1	8
772, ₃ » » × » » »	» — 9	1	—	6	5	—	12
772, ₇ » » × » » »	» — 21	2	—	2	5	—	9
822, ₁ » » × 822, ₄ » »	» — 43	2	—	1	3	—	6
» » » × 821, ₁ ¹ unb. Norm.	» — 44	—	—	2	5	—	7
<i>F</i> ₂ nach begr. Spelt.-het.							
1920 Nr. 7, ₁	1921—2006	—	22	—	128	—	150
» » 2	» —2007	—	14	—	117	—	131
» » 3	» —2008	—	14	1	57	—	72
» » 4	» —2009	—	20	1	117	—	138
» » 9, ₁	» —2012	—	32	—	132	—	164
» » 2	» —2013	—	16	1	111	—	128
» » 3	» —2014	—	19	1	119	—	139
» » 21, ₁	» —2026	—	19	—	78	—	97
» » 2	» —2027	1	22	2	117	—	142
» » 3	» —2028	—	35	1	108	—	144
» » 4	» —2029	—	34	1	107	—	142
» » 5	» —2030	—	18	—	113	—	131
	Summe	1	265	8	1304	—	1578
1920 Nr. 44, ₁	1921—2050	1	15	—	65	—	81
» » 2	» —2051	1	44	1	54	—	100
» » 3	» —2052	—	33	1 ²	28	—	62
	Summe	2	92	2	147	—	243

aufgetretenen Speltoidhomozygoten begrannt gewesen. Die unbegrante Speltoidheterozygote muß deshalb auch in Begrannung heterozygotisch, also uU sein; die vollständige Elimination der Speltoidgameten verhindert, dass der Faktor u , der mit der Speltoidanlage verkoppelt ist, mit dem Pollen übertragen wird. Da die Koppelung zwischen Speltoidanlage und u sehr stark ist, müssen andererseits die

¹ Heterozygotisch in Grannen-Anlage.² Homozygotisch.

Anlage für Normaltypus und U einander folgen, sodass der unbegrannte Speltoidheterozygot, trotz der faktoriellen Zusammensetzung uU , in der Nachkommenschaft nur unbegrannte Normalpflanzen ergibt, die in Bezug auf Begrannung UU sind. Dass es dabei nicht notwendig ist, eine eigentliche Koppelung zwischen Normaltypus-Anlage und U anzunehmen, geht daraus hervor, dass Squarehead-Pflanzen, die in Bezug auf Begrannung Heterozygoten sind, in den meisten Fällen im Verhältnis 3 unbegrannt zu 1 begrannt spalten. Die begrannnte Speltoidheterozygote, die in Begrannung uu , also homozygotisch ist, muss demnach, in Uebereinstimmung mit dem Vorhergesagten, bei Bestäubung mit U -Pollen konstant unbegrannte Nachkommenschaft ergeben. Leider habe ich noch keine Gelegenheit gehabt, die Speltoidheterozygote von der Formel $\overset{\text{♀}}{U}\overset{\text{♂}}{u}$ zu untersuchen, wo eben der Hemmfaktor mit dem Speltoidkomplex gekoppelt ist. Im Folgenden soll auch die Abhängigkeit der Begrannung von den übrigen Komplikationen behandelt werden.

KREUZUNGEN ZWISCHEN SPELTOIDHOMOZYGOTEN UND DEN ANDEREN TYPEN.

Die Resultate verschiedener Kreuzungen mit begrannnten Speltoidhomozygoten von der Nr. 709—710 1919 sind in der Tabelle 21 mitgeteilt. Die F_1 -Generation, Nr. 106, nach Kreuzung von Speltoidheterozygoten mit begrannnten Speltoidhomozygoten, gab 3 begrannnte Spelt.-Hom., welche alle in F_2 im Jahre 1921 gebaut wurden und insgesamt 271 begrannnte Homozygoten und keine Pflanze vom abweichenden Typus ergaben. Dieses Resultat bestätigt die Annahme, dass die unbegrannte Speltoidheterozygote in ihrer Formel » $\overset{\text{♀}}{u}\text{Sp.}$ « hat. Ausserdem aber trat in der Nr. 106 eine unbegrannte Squarehead-Pflanze auf, welche in F_2 in unbegrannt und begrannt spaltete. Dieses Resultat stimmt mit den Erwartungen nicht überein. Unbegrannte Speltoidheterozygote \times begrannnte Speltoidhomozygote sollte, vorausgesetzt, das unter den weiblichen Gameten eine Squarehead- auf 8 Speltoid-Gameten entfällt, in F_1 ausser Homozygoten auch Speltoidheterozygoten hervorbringen, aber keine Squarehead-Pflanzen. Diese eine Pflanze ist wohl am wahrscheinlichsten auf zufällige Fremdbestäubung, von einem Nachbarbeete mit begrannnten Heterozygoten, zurückzuführen; dies soll einer näheren Untersuchung unterworfen werden.

Die folgenden Kreuzungen zwischen begrannnten Homozygoten \times

unbegränntem Normaltypus geben, wie erwartet, unbegrännte Speltoidheterozygoten, und 6 Kreuzungen begr. Homozygoten \times unbegr. Compactumheterozygoten geben insgesamt 2 unbegrännte Squarehead, 15 unbegr. Speltoidheterozygoten und 1 begrännte Homozygote. Die Comp.-Het. liefern also überwiegend Normalpollen, der zur Bildung von unbegrännten Speltoidheterozygoten führt. Von den 2 Squarehead-Pflanzen ist die eine näher untersucht worden; sie hat in F_2 nach

TABELLE 21. F_1 nach reziproken Kreuzungen zwischen begränkter Speltoid-Homozygote und anderen Typen.

K r e u z u n g e n		Jahr 1920 Nr.	Anzahl geernteter Pflanzen								
			Square- head	Speltoiden				Zu- sam- men			
				Hetero- zygoten		Homo- zygoten					
				u.	b.	u.	b.		u.	b.	
♀	♂										
1919—710,3 ubg. Sp.-Het.	× 710,5 bgr. Sp.-Hom.	106	1	—	—	—	—	—	3	4	
» —710,6 bgr. Sp.-Hom.	× 710,9 ubg. Sqh.	166	—	—	2	—	—	—	—	2	
» —709,2 » » »	× 709,4 » »	185	—	—	1	—	—	—	—	1	
» —709,2 » » »	× 898,1 ubg. Comp. ...	184	1	—	3	—	—	—	1	5	
» —710,11 » » »	× 898,1 » » ...	193	—	—	1	—	—	—	—	1	
» —710,1 » » »	× 897,2 » » ...	99	1	—	8	—	—	—	—	9	
» —710,1 » » »	× 897,1 » » ...	100	—	—	1	—	—	—	—	1	
» —710,2 » » »	× 897,1 » » ...	103	—	—	1	—	—	—	—	1	
» —710,2 » » »	× 913,2 ubg. Sp.-Het.	102	—	—	1	—	—	—	—	1	
» —892,6 ubg. Sqh.	× 710,2 bgr. Sp.-Hom.	157	—	—	2	—	—	—	—	2	
» —822,7 bgr. Sqh.	× 709,1 » » »	85	—	—	3	—	—	—	—	3	
» —822,8 » » »	× 709,1 » » »	90	—	—	4	—	—	—	—	4	
» —822,9 » » »	× 710,5 » » »	94	—	—	1	—	—	—	—	1	
» —710,4 ubg. Sqh.	× 913 ubg. Sqh.-Het.	111	1	—	1	—	—	—	—	2	

dem für heterozygotischen Squarehead üblichen Schema gespaltert. Es kann also nicht verwundern, dass die Nr. 111, unbegr. Normaltypus \times unbegr. Sqh.-Het. auch unbegr. Spelt.-Het. in F_1 gibt; das Verhalten der Comp.- und Sqh.-Heterozygoten soll aber später eingehend erörtert werden.

Die F_2 -Resultate von den eben besprochenen Kreuzungen sind in der Tabelle 22 mitgeteilt. Zunächst soll untersucht werden, wie die Ueberführung der Speltoidenanlage mit Pollen oder Eizellen die Spaltungsresultate beeinflusst. Die erste Pflanze, Nr. 2171, aus der Kreuzung begrännte Homozygote \times unbegränkter Normaltypus stammend (beide Elternpflanzen gehören zu der Nr. 710, 1919), gibt in F_2 12

unbegränzte Normalpflanzen, 64 unbegränzte Heterozygoten, 16 begrenzte Homozygoten, zeigt also sowohl partielle Elimination von männlichen wie auch partielle Reduplikationen von weiblichen Gameten. Die nächste Nummer aus derselben Kreuzung gibt ähnliche Zahlen, aber schon die folgende Kreuzung, ebenfalls begr. Hom. \times

TABELLE 22. F_2 nach reziproken Kreuzungen zwischen begrenzter Speltoid-Homozygote und anderen Typen.

H e r k u n f t		Nr. in Jahre 1921	Anzahl geernteter Pflanzen							
Nr. in Jahre 1920	F ₁ Typus und Kreuzung		Square- head	Speltoiden				Comp.	Zu- sam- men	
				Hetero- zygoten		Homo- zygoten				
			u.	b.	u.	b.	u.	b.	u.	
	Unbegränkter Speltoiden He- terozygote nach									
166	bgr Sp.-Hom. × ubg. Sqh.	2171	12	—	64	—	—	16	—	92
»	» » × » »	2172	12	—	47	—	—	8	—	67
185	» » × » »	2195	8	—	91	—	—	—	—	99
184	» » × ubg. Comp.	2193	7	—	51	—	—	—	—	58
193	» » × » »	2197	9	—	41	—	—	4	—	54
157	ubg. Sqh. × bgr. Sp.-Hom.	2158	18	—	81	—	—	19	—	118
»	» » × » »	2159	13	—	76	—	—	17	—	106
111	» » × ubg. Sqh.-Het.	2098	11	—	98	—	—	18	1	128
85	bgr. Sqh. × bgr. Sp.-Hom.	2079	—	43	—	75	—	4	—	122
»	» » × » »	2080	—	56	—	63	—	8	—	127
»	» » × » »	2081	—	45	—	64	—	7	—	116
90	» » × » »	2087	—	34	—	38	—	6	—	78
»	» » × » »	2088	—	39	—	38	—	4	—	81
94	» » × » »	2091	—	45	—	49	—	4	—	98
Summe			—	262	—	327	—	33	—	622

unbegr. Norm. (beide Elternpflanzen der Nr. 709, 1919 zugehörend), zeigt vollständige Gametenelimination und starke Reduplikation, so dass in F_2 überhaupt keine Homozygoten auftreten. Die reziproke Kreuzung Nr. 157, unbegr. Norm. \times begr. Homozygote (Nr. 2158 und 2159) gibt dagegen ganz entsprechende Spaltungsresultate wie Nr. 2171: hier schliesst sich auch die Nachkommenschaft von unbegränkten Speltoidheterozygoten, welche in der Kreuzung Norm. \times unbegr. Sqh.-Het. entstanden sind, an, ebenso wie die Nachkommenschaft von

einer der beiden Compactumkreuzungen, während die andere, Nr. 2193, ähnlich wie die Nr. 2195, keine Homozygoten ausspaltet.

Die Heterogamie-Phänomene scheinen demnach vollkommen davon unabhängig zu sein, ob der Speltoidkomplex mit Eizellen und der Normalkomplex mit Pollen, oder umgekehrt, eingeführt werden, da reziproke Kreuzungen mitunter genau dieselben Resultate zeitigen, während dieselbe Kreuzung zuweilen ganz verschiedene Spaltungszahlen in F_2 aufweisen kann.

DER EINFLUSS DER HETEROGAMIE AUF DIE SPALTUNGSZAHLEN DER SPELTROIDHETEROZYGOTE.

Ich will hier versuchen, einen Ueberblick über den Einfluss der Heterogamie auf den Verlauf der Spaltung bei dieser verhältnismässig einfachen Heterozygote zu geben. Zunächst muss vorausgeschickt werden, dass ich nur in ganz vereinzeltten Fällen »reine« Allelomorphen aufstellen und nur in diesen wenigen die Presence-Absence-Symbolik anwenden konnte. Die Speltoidanlage bezeichne ich mit Sp und Squarehead mit N = Normaltypus. Die Heterozygote ist dann SpN . Alle für diesen Bastard vorliegenden Spaltungszahlen zeigen in allen Fällen, in welchen keine Homozygoten ausgespaltet werden, vollkommene Elimination der männlichen Speltoidgameten. Zuerst bekommen wir das einfache Spaltungsverhältnis 1 Norm. : 1 Spelt.-Het. welches folgendem Schema I entspricht.

I.			
$\begin{array}{c} \text{♀} \\ \text{♂} \end{array}$	N	Sp	
1 N	1	1	
0 Sp	0	0	

= 1 Normaltypus: 1 Spelt.-Het.

II.			
$\begin{array}{c} \text{♀} \\ \text{♂} \end{array}$	1 N	n Sp	
1 N	1	n	
0 Sp	0	0	

= 1 Normaltypus: n Spelt.-Het.

In allen übrigen Fällen, in denen die Anzahl der Speltoidheterozygoten wesentlich die der Normalpflanzen übertrifft, liegt ausser Gametenelimination zugleich deren Reduplikation vor. Wenn n mal soviel Eizellen mit Speltoidanlage wie mit Squarehead-Anlage vorkommen, erhält man das Schema II; n scheint in meinem Materiale vorzugsweise die Werte 4, (5—7?) und 8 annehmen zu können, ausnahmsweise noch höhere Zahlen, diese haben sich aber in keinem

Fälle durch mehrere Generationen hindurch gehalten. Die künstlichen und natürlichen Bastarde, welche auch Speltoid-Homozygoten abspalten, also nur partielle, keine vollständige Gametenelimination zeigen, lassen sich ohne Zwang auf die folgenden 4 Schemen zurückführen.

III.

$\begin{smallmatrix} \circ & \text{♀} \\ \text{♂} & \end{smallmatrix}$	1 N	8 Sp
1 N	1	8
1 Sp	1	8

= 1 Norm.: 9 Sp.-Het.: 8 Sp.-Hom.

IV.

$\begin{smallmatrix} \circ & \text{♀} \\ \text{♂} & \end{smallmatrix}$	1 N	1 Sp
8 N	8	8
1 Sp	1	1

= 8 Norm.: 9 Sp.-Het.: 1 Sp.-Hom.

V.

$\begin{smallmatrix} \circ & \text{♀} \\ \text{♂} & \end{smallmatrix}$	1 N	8 Sp
4 N	4	32
1 Sp	1	8

= 4 Norm.: 33 Sp.-Het.: 8 Sp.-Hom.

VI.

$\begin{smallmatrix} \circ & \text{♀} \\ \text{♂} & \end{smallmatrix}$	1 N	4 Sp
8 N	8	32
1 Sp	1	4

= 8 Norm.: 33 Sp.-Het.: 4 Sp.-Hom.

Zwecks einer groben, allgemeinen Uebersicht über die Spaltungszahlen dieser Heterozygote habe ich alle in Tabelle 14 und 21 mitgeteilten Resultate unter diese 4 Spaltungsschemen eingeordnet. Es ist klar, dass die Methode grössere Schwächen aufweist und dass die Uebereinstimmung zwischen Theorie und den gefundenen Durchschnittszahlen notwendigerweise zu gut werden muss, wenn eben die Zahlen, die einander am nächsten stehen addiert und die Schemen danach aufgestellt werden; es wird aber dadurch möglich, dem Leser einen Gesamtüberblick über das Material zu bieten. Es scheint mir mit Sicherheit daraus hervorzugehen, dass die Heterogamie einfache Differenzen in Wesen und Intensität aufweisen kann. Diese Differenzen könnten nun zum Teil dadurch verursacht werden, dass in einem Falle eine Gruppe von Chromosomen zusammen auftritt, sodass die von ihnen getragenen Gene dieselbe Gametenelimination oder dieselbe Reduplikation zeigen und dass in anderen Fällen andere Chromosomen zu ähnlichen Gruppen mit einer entsprechenden Chromosomenbindung zusammentreten. Die Spaltungszahlen zwischen den

in Frage stehenden Phänotypen, welche hierbei resultieren, treten mit derselben Sicherheit hervor wie die gewöhnlichen Mendelschen Kombinationszahlen.

Zunächst soll das Schema III, keine Gametenelimination, aber kräftige Reduplikation, besprochen werden. Es lassen sich hier auf zwei Nachkommenschaften zurückführen mit folgenden Resultaten:

Vergleichs- Tabelle		Anzahl geernteter Pflanzen			
		Normal- Typus unbegr.	Speltoiden		Zusam- men
			Het. unbegr.	Hom. begr.	
14	Spelt.-Het. 710, 1919	6	44	51	101
»	» 2225, 1921	2	40	23	65
	Summe	8	84	74	166
	Erwartet nach Schema III...	9	83	74	166

Nr. 710 ist in mehr als einer Beziehung eigentümlich; die Mutterpflanze stammt von einer Linie, welche bis jetzt vollständige Gametenelimination zeigte, während Nr. 710 von dieser Erscheinung gänzlich frei ist. Aber in der nächsten Generation scheint wieder ein vollkommener Umschlag zur absoluten Elimination der Speltoidengameten stattzufinden, da 16 Heterozygoten aus der Nr. 710 in ihren Nachkommenschaften keine einzige Homozygote geben (Tab. 14). Ich war zuerst geneigt, diesen Umschlag ebenso zu deuten, wie dies NILSSON-EHLE mit dem Umschlagen der Reduplikationszahlen (Heterogamie 1921) getan hat, nämlich so, dass Nr. 710 im Gegensatz zu der gewöhnlichen Speltoidheterozygote, *SpN*, die Heterozygote *NSp* darstellt, aber spätere Untersuchungen haben mich überzeugt, dass dies allein zur Aufklärung nicht genügt. Ich nehme nun an, dass die heterogamen Bindungen, welche mehrere Chromosomen in ständigem Zusammenhang zu halten scheinen, sodass sie einander folgen müssen, sei es bei Elimination oder Reduplikation oder bei beiden zusammen, anders wie gewöhnlich angebracht waren, analog mit den Begrann-Heterozygoten innerhalb der Compactum-Gruppe. Die Mutterpflanze für die Nr. 710 war auch im Habitus abweichend, da sie als halbbegrann notiert wurde. Die Nr. 2225 ist noch ungenügend untersucht, u. a. wird erst im Jahre 1922 entschieden werden können, ob die zwei Normalpflanzen sich wie Homozygoten oder wie Heterozygoten verhalten.

Die nächsten Gruppen, welche in der Regel dem Schema IV fol-

gen, stammen insgesamt von der Kreuzung eines begrannnten Square-head aus einer Linie mit Spaltungszahlen 1 : 1 (also keine Reduplikation!) mit einer begrannnten Homozygote. Alle 6 Nachkommenschaften, welche einzeln in der Tabelle 22 angeführt sind, geben auch fernerhin keine Reduplikation, sondern nur partielle Gametenelimination, zusammen:

Vergleichs-Tabelle		Anzahl geernteter Pflanzen			
		Normal-Typus begr.	Speltoiden		Zusammen
			Het. begr.	Hom. begr.	
22	Spelt.-Het. 2079 ... 2091, 1921	—	—	—	—
	Summe v. 6 Nachkommenschaften	262	327	33	622
	Erwartet nach Schema IV...	276	311	35	622

Alle folgenden Fälle sind in zwei Gruppen nach dem einfachen Prinzip geordnet, dass die Nachkommenschaften, welche Speltoidhomozygoten in grösserer Zahl wie Normalpflanzen ergeben, in der einen Gruppe und solche, welche mehr Normalpflanzen wie Speltoidhomozygoten aufweisen, in der zweiten Gruppe zusammengestellt wurden. Man erhält dann:

Vergleichs-Tabelle		Anzahl geernteter Pflanzen			
		Normal-Typus unbegr.	Speltoiden		Zusammen
			Het. unbegr.	Hom. begr.	
14	Spelt.-Het. Nr. 709, 1919 ...	9	63	14	86
22	» » » 2158, 1921 ...	18	81	19	118
»	» » » 2159, » ...	13	76	17	106
»	» » » 2098, » ...	11	98	18	127
»	» » » 2171, » ...	12	64	16	92
14	» » » 2222, » ...	5	60	17	82
	Summe	68	442	101	611
	Erwartet nach Schema V ...	54	449	108	611

Schliesslich lassen sich 3 Nachkommenschaften in das Schema VI einordnen:

Vergleichs- Tabelle		Anzahl geernteter Pflanzen			
		Normal- Typus unbegr.	Speltoiden		Zusam- men
			Het. unbegr.	Hom. begr.	
14	Spelt.-Het. Nr. 2223, 1921 ...	22	61	9	92
22	» » » 2172, » ...	12	47	8	67
»	» » » 2197, » ...	9	41	4	54
	Summe	43	149	21	213
	Erwartet nach Schema VI...	38	156	19	213

Es gibt noch die Speltoidheterozygote Nr. 2266 (Tabelle 14) ganz ähnliche Spaltungszahlen, nämlich 14 : 69 : 7, aber mit dem sehr wesentlichen Unterschiede, dass der Squarehead-Typus hier heterozygotisch ist und nicht nur in Squarehead-Heterozygoten, Speltoidheterozygoten und Compactum, sondern gleichzeitig auch in begrannt und unbegrant spaltet:

Die Reihe kann mit den von NILSSON-EHLE 1921, S. 32 besprochenen Linien erweitert werden, welche alle partielle Gametenelimination, aber keine Reduplikation zeigen. Diese lassen sich zwanglos auf 2 Schemen zurückführen, von welchen das eine die Gametenelimination $\frac{1}{2}$ und infolgedessen die Spaltungszahlen 2 : 3 : 1 zeigt, das andere mit der Gametenelimination $\frac{2}{3}$ durch die Zahlen 3 : 4 : 1 charakterisiert ist. Ferner führt NILSSON-EHLE (Tab. 2, 1920) eine Reihe an, welche vollständige oder fast vollständige Gametenelimination neben Reduplikation für Normaltypus zeigt, derart, dass die Spaltungszahlen 2 Norm. : 1 Spelt.-Het. sind. In dieser Linie findet in der Nachkommenschaft von ungefähr jeder achten Pflanze ein Umschlag zu den Zahlen 1 Norm. : 4 Spelt.-Het. statt (vgl. die in Tabelle 2 mitgeteilten Fälle vom Umschlagen des Spaltungsverhältniss 1 : 1 zu 1 : 4!).

DIE HETEROGAMIE KANN AUCH BEI DEM NORMAL-TYPUS UND BEI SPELTROIDHOMOZYGOTEN GEFUNDEN WERDEN.

Hier sollen einige Fälle zur Aufklärung dieser Verhältnisse genannt werden. Es muss vorausgeschickt werden, dass es notwendig ist, um im grossen Ganzen feststellen zu können, ob die Pflanze Heterogamiesymptome zeigt, dass sie in solchen Faktoren heterozygotisch ist, welche ihren Sitz in an Heterogamie teilnehmenden Chromosomen haben. Das Allelomorphenpaar *Uu*, welches die Begrannung bedingt,

genügt dieser Förderung, da das Chromosom, in dem »u« steckt, die heterogame Bindung mit dem die Speltoidenanlage tragenden Chromosom aufweist. Man hat also im Speltoidheterozygoten die Bindung $\hat{\varphi}uSp$, und es soll nun untersucht werden, ob die Heterogamie sich beständig fortsetzt derart, dass man unter Normalpflanzen auch fernerhin Uu -Pflanzen von der Zusammensetzung $\hat{\varphi}uN$ oder umgekehrt $\hat{\varphi}UN$ finden kann und ähnlich unter Speltoidhomozygoten solche von der Formel $\hat{\varphi}uSp$ oder $\hat{\varphi}USp$.

HETEROGAMIE BEI NORMALPFLANZEN.

Wie früher mitgeteilt, wurden bei Kreuzungen im Jahre 1919 auch rotspelzige Formen benutzt, und von den rotspelzigen Bastarden wurde die F_2 mit 18 Speltoidheterozygoten und 4 Normalpflanzen ausgesät. Diese verhielten sich wie einfache Monohybriden und spalteten 3 rotspl. : 1 weiss-splz., ohne wesentliche Unterschiede in der Verteilung von begrannt — unbegrannt bei den Speltoidheterozygoten und Normalpflanzen zu zeigen. Ich will dem Leser eine Tabelle ersparen und nur das Gesamtergebnis anführen:

Summe 22 Nachkommenschaften von Rr -Heterozygoten			
gefunden	2243	rote : 758	weisse Pflanzen
erwartet	2251	» : 750	» » »

Der Faktor R spaltet also unabhängig vom Speltoidenkomplex. Aber die in Tab. 19 angeführten Kreuzungen zwischen unbegrannnten Speltoidheterozygoten und rotspelzigem, begrannntem Normaltypus, Nr. 974 1919, scheinen verdächtig, da sie eine so grosse Zahl von weiss-spelzigen, unbegrannnten Pflanzen enthielten, welche auf zufällige Kreuzung zurückgeführt werden mussten. Eine von diesen Kreuzungen rotsplz. unbegr. Spelt.-Het. Nr. 772,7 \times rotsplz. begr. Norm. Nr. 974 (Tab. 19) wies u. a. eine weiss-spelzige, unbegrannnte Normalpflanze auf; diese wurde als Nr. 2024 1921 ausgesät und spaltete in F_2 in 98 weiss-splzige unbegrannnte, 37 rotsplzige unbegrannnte und 22 rotsplzige begrannnte, alles Pflanzen vom Normaltypus. Weiss ist hier also dominierend und kann am einfachsten durch den Hemmungsfaktor H dargestellt werden, welcher die Entwicklung der roten Farbe in den Spelzen verhindert; man kann annehmen, dass alle Pflanzen die Formel RR haben. Vorausgesetzt, dass H nur zusammen mit dem Hemmungsfaktor U , welcher die Entwicklung der Begrannung verhindert, wirksam ist, erhält man, wenn die Gametenelimination und

Reduplikation ständig dieselbe Intensität wie in der Mutterlinie Nr. 772 zeigen sollten, folgendes Spaltungsschema:

♀	8 UH	8 Uh	1 uH	1 uh
♂				
1 uH	weiss unbgr.	weiss unbgr.	rot begr.	rot begr.
1 uh	weiss unbgr.	rot unbgr.	rot begr.	rot begr.

Im Ganzen 24 weisssp. unbegr. : 8 rots. unbegr. : 4 rots. begr. also:

Gefunden 98 weisssp. unb. : 37 rots. unb. : 22 rots. begr. Summe 157.
 Erwartet 104,5 » » : 35 » » : 17,5 » » Summe 157.

Die Differenz entspricht ungefähr der Grösse des Mittelfehlers. Wenn für die Reduplikationszahl 6 gesetzt wird, erhält man die Zahlen 101 : 34 : 22, die also mit den gefundenen Zahlen besser übereinstimmen. In F_3 sollten die weisspelzigen Pflanzen eine in 8 weiss unb. : 1 rot begr. spaltende Pflanze und zwei nach dem obigen Schema 6 : 2 : 1 spaltende Pflanzen geben. Rotspelzig unbegrannnt sollte in 8 unbegr. : 1 begr. spalten und schliesslich rots. begr. sich als konstant erweisen, aber derart, dass 3 Pflanzen von 4 den Faktor H enthalten und bei Kreuzung mit unbegrannnt dominierend weiss ergeben.

Wenn hiernach die Resultate in F_3 den Erwartungen entsprechen werden, wenn also das angeführte Schema eine richtige Formulierung derselben darstellt, so gibt dieser Normaltypus vollständige Gametenelimination für U -tragende männliche und 8-fache Reduplikation für U -tragende weibliche Gameten.

Aber auch in anderen Fällen haben Normalpflanzen, welche in Begrannung Heterozygoten waren, abweichende Spaltungszahlen gegeben. Auf Seite 33 sind bereits die Resultate für F_2 von 4 unbegr. Squarehead-Pflanzen, die sich von begr. Zwerg-Speltoidheterozygoten ableiten, angegeben und betragen 64 unbegr. und 4 begr. Pflanzen. Hier spaltete die Mutterlinie in 1 Norm. : 1 Spelt.-Het., also mit vollständiger Elimination und ohne Reduplikation. Von Speltoidheterozygoten mit denselben Spaltungszahlen stammende Normalpflanzen

gekreuzt mit Speltoidhomozygoten, Tab. 22, Nr. 2079—91, spalteten in allen Fällen regelmässig nach dem Schema: 8 Norm.: 9 Het.: 1 Hom., also nach Anwendung desselben Schemas hier 8 UU : 9 Uu : 1 uu oder im Ganzen 68 unbegr.: 4 begr. oder:

♀	1 U	1 u
♂		
8 U	8	8
1 u	1	1
= 8 UU : 9 Uu : 1 uu		

Es ist nicht untersucht worden, wie viele von den 64 Pflanzen konstant waren und wie viele weiterhin spalteten, aber wenn die Gametenelimination hier vollständig war, sollte der Bastard nur unbegrannte Nachkommen haben, genau so wie der unbegrannte Speltoidheterozygot, und es wäre überhaupt nur durch Kreuzungen möglich, seine Bastardnatur festzustellen.

Auch die folgenden Bastardierungen zwischen unbegranntem und begranntem Squarehead zeigen unregelmässige Spaltungszahlen:

F₂-Nachkommenschaften der Uu -Pflanzen von Normaltypus.

Kreuzungen	Nr. in 1921	Anzahl geernteter Pflanzen		
		unbegrannt	begrannt	zusammen
821 ₁₁ Uu × 822 ₂ uu	2041	94	16	110
» » × 822 ₁₁ Uu	2045	79	18	97
» » × 822 ₄ uu	2046	98	12	110
822 ₂ uu × 821 ₁₁ Uu	2053	80	17	97
Summe	—	351	63	414

In allen diesen Kreuzungen, in welche die Nr. 821, die selbst in Begrennung heterozygotisch ist, eingeht, werden zu wenig begrannte Pflanzen ausgespaltet. Man sollte $310:104 \pm 8,60$ haben, aber die Differenz hiervon, 41 begrannte Pflanzen, ist fast 5 Mal so gross wie der plausible Mittelfehler. Wir haben es hier also zweifellos mit einer Heterogamieerscheinung zu tun, obwohl der Fall nicht in dem Maasse untersucht ist, um Art und Grad der Heterogamie feststellen zu können.

HETEROGAMIE BEI SPELTROIDHOMOZYGOTEN.

In meinem eigenen Materiale habe ich noch keine Gelegenheit gehabt, Kreuzungen zwischen begrannnten und unbegrannnten Homozygoten vorzunehmen. Es wird aber von NILSSON-EHLE das Ergebnis einer solchen Kreuzung, begr. Speltoidhomozygote (aus Fylgia) \times unbegr. Speltoidhomozygote (aus Extra-Squarehead II) mitgeteilt (1920). F_2 ergab 15 unbegr. : 4 begr.; 12 von den unbegrannnten Pflanzen sind in F_3 untersucht worden und gaben 6 konstant unbegrannnte Nachkommenschaften, während die übrigen 6 in begr.-unbegr. spalteten. Hiernach ist die Verteilung sämtlicher 19 Pflanzen in F_2 ungefähr wie folgt: 7 unbegr. Hom. : 8 unbegr. Het. : 4 begr. Hom. Angenommen, dass hier, wie in den meisten von NILSSON-EHLE angegebenen Reihen, keine Reduplikation, sondern nur Gametenelimination von ungefähr $\frac{2}{3}$ der »u«-tragenden männlichen Gameten stattfindet, sollten die gefundenen Zahlen das Verhältnis 3 UU : 4 Uu : 1 uu geben, für die Summe 19 also 7,2 : 9,4 : 2,4. Die Pflanzenzahl ist zu gering, um die gefundene Uebereinstimmung mit den erwarteten Spaltungszahlen als entscheidenden Beweis für die Richtigkeit der hier vorgebrachten Anschauung anzusehen, aber es ist doch ein schwerwiegendes Indizium, dass das einzige, bis jetzt veröffentlichte Kreuzungsergebnis zwischen begrannnten und unbegrannnten Speltoidhomozygoten eben die Zahlen gibt, welche zu erwarten sind, falls die Heterogamie unverändert in dem homozygoten Speltoid weiterbesteht.

Die hier angeführten Beispiele sollen zeigen, dass die Heterogamie weder an den Speltoidenkomplex, noch an den wahrgenommenen heterozygotischen Zustand gebunden ist und dass sie auch beim Normaltypus und Spelt.-Hom. auftreten kann.

COMPACTUM-KREUZUNGEN.

Wenn alle Nachkommenschaften von Speltoidheterozygoten, welche in Tab. 1—4 angeführt sind, zusammengezählt werden, insgesamt 39146 Pflanzen, entfällt auf die spontan aufgetretenen Compactumheterozygoten die Zahl 184. In begrannnten Reihen ist ihre Zahl am kleinsten, auf 2732 Squarehead- 21 Compactum-Pflanzen, die ebenfalls alle begrannt waren. In den unbegrannnten Reihen entfallen auf 5029 Squarehead 163 Compactum, und obwohl alle untersuchten unbegrannnten Speltoidheterozygoten sich als uU , also als Heterozygoten in Begrannung, gezeigt haben, waren alle 163 Compactumpflanzen un-

begrannt und alle, die weiter angebaut wurden, sind konstant unbegrannt geblieben. Bei Kreuzungen zwischen begrannt und unbegrannt verhält sich Comp. wie Sqh. In F_1 dominiert ausnahmslos unbegrannt über begrannt und in F_2 findet eine Spaltung statt.

Mit diesen Compactumheterozygoten sind recht umfassende Kreuzungen vorgenommen worden, die aber durchgehend schlecht gelungen waren, und die Pflanzenzahlen in F_1 sind deshalb zu gering, um sichere Schlüsse in Bezug auf die Zahlenverhältnisse zwischen den von Pollen- und Eizellen gelieferten Anlagen zu erlauben. Die F_1 -Resultate können in folgender Uebersicht zusammengefasst werden:

Kreuzungen	Pflanzenzahl in F_1				
	Normal-Typus	Sqh.-Het.	Spelt.-Het.	Comp.-Het.	Zusammen
1. Comp. \times Spelt.-Het.	6	—	3	5	14
2. Spelt.-Het. \times Comp.	5	?	6	1	12
3. Comp. \times Normaltypus	5	—	—	1	6
4. Normaltypus \times Comp.	49 (2)	—	—	5	56
5. Spelt.-Homozyg. \times Comp.	—	2	14 (1)	—	17

Der Compactum-Typus scheint weniger reichlich Pollen zu geben als die anderen Typen, und seine Aehrendichtigkeit erfordert ein stärkeres Beschneiden (teilweises Wegoperieren von Aehrchen) vor dem Kastrieren, was möglicherweise auch zu dem in der Regel schlechten Samenansatz beitragen kann. Fangen wir mit der Nr. 4 Squarehead \times Compactum an, welche die sichersten Resultate darbietet; zunächst soll bemerkt werden, dass die Mehrzahl dieser Pflanzen aus der Kreuzung begr. Normal \times unbegr. Compactum stammt, welche in F_1 nur unbegrante Pflanzen ergab mit einer kleinen Ausnahme, eine Aehre gab nämlich 16 unbegrante Normalpflanzen, 2 begrante Normalpflanzen und 1 unbegrantes Compactum. Die zwei begranten Pflanzen, welche allen übrigen Erfahrungen gemäss nicht von Bestäubung mit Pollen von unbegrantem Compactum stammen können, werden bei der Berechnung nicht berücksichtigt. Hiernach erhält man in F_1 annähernd das Verhältnis 8 Normal : 1 Compactum; dementsprechend muss Compactum auf 8 Pollenzellen mit denselben Anlagen wie der Normaltypus, eine sowohl mit Compactum- als auch Speltoidanlage abgegeben haben, da alle bis jetzt in dieser und den übrigen Kreuzungen untersuchten Compactumpflanzen auch Speltoidheterozygoten abgespaltet haben. Während also in der ersten langen Speltoidhete-

rozygotenreihe vollständige Elimination von männlichen Speltoidgameten festgestellt wurde, finden wir hier, dass der Speltoidenkomplex mit dem Compactumkomplex durch Pollen überführt wird. Aus dieser Kreuzung wurden 6 Squarehead-Pflanzen ausgesät; sie gehörten alle zum Normaltypus.

Auch die Kreuzung Nr. 5, Speltoidhomozygote \times Compactum gibt ziemlich eindeutige Resultate, 14 Speltoidheterozygoten : 2 Squarehead, ausser einer begrannnten Homozygote, welche wahrscheinlich auf Selbstbestäubung zurückzuführen ist und deshalb bei den allgemeinen Betrachtungen ausser Acht gelassen wird. Das Zahlenverhältnis zwischen den beiden Typen nähert sich wieder 8 : 1. Nun ergibt Speltoidhomozygote mit Normalpollen bestäubt Speltoidheterozygoten, dieses Zahlenverhältnis besagt also wieder, dass der Compactumtypus auf 8 Pollenzellen mit Normalanlage 1 hat abgeben müssen, die denjenigen Komplex enthalten hat, welcher mit der Speltoidanlage zusammen die Squarehead-Heterozygote bedingt. Wenn man nun damit rechnet, dass Compactum bei Selbstbestäubung das einfache Zahlenverhältnis 8 Normal : 3 Speltoidheterozygoten : 8 Compactum ergeben soll (vgl. Tab. 11) und von dem eben gefundenen Verhalten des Compactum-Pollens bei seiner Uebertragung auf den Normaltypus und Speltoidhomozygote ausgeht, dann sollte man, bei Bestäubungen von Compactum mit Normalpollen $\frac{1}{8}$ weniger Compactum- und $\frac{1}{8}$ mehr Normalpflanzen bekommen wie bei Selbstbestäubung, also das Verhältnis 9 Norm. : 3 Speltoidheterozygoten : 7 Compactum. Dasselbe Resultat sollte man bei der Bestäubung von Compactum mit Speltoidheterozygoten erreichen, da diese letzteren, dem bereits Berichteten gemäss, nur Normalpollen liefern. Schliesslich sollte Speltoidheterozygote \times Compactum eine Squareheadheterozygote auf 8 Speltoidheterozygoten und 1 Compactum auf 8 Normalpflanzen ergeben. Für Speltoidheterozygoten, welche nach dem Verhältnis 1 Normal : 1 Speltoidheterozygote spalten, sollte man demnach bei Bestäubung mit Compactumpollen 8 Normal : 1 Squarehead-Heterozygote : 8 Speltoidheterozygoten : 1 Compactum erhalten. Die gefundenen Zahlen könnten wohl einem ähnlichen Spaltungsschema entsprechen, sind aber zu klein, um die nötige Sicherheit zu gewähren. Leider sind die 5 Normalpflanzen aus der Kreuzung Spelt.-Het. \times Compactum noch nicht ausgesät worden, es kann also nicht entschieden werden, ob nicht auch Heterozygoten dazwischen waren. Aus den gewöhnlichen Untersuchungen von Compactum- und Speltoidheterozygoten-Nachkommenschaften geht es aber hervor, dass die Squarehead-Heterozygoten bedeutend seltener gebildet werden, wie

dies auf Grund von Kreuzungsergebnissen von Speltoidhomozygote \times Compactum zu erwarten wäre. Bei Untersuchungen von aus der Speltoidserie stammendem Squarehead ist diese Heterozygote überhaupt nicht gefunden worden, trotzdem vorzugsweise relativ niedrige und dichtährige Squarehead-Formen zum Vergleich mit Compactum ausgesät wurden. Wird nun in Uebereinstimmung mit dieser Erfahrung vorausgesetzt, dass die Squarehead-Heterozygote normalerweise bei Kreuzungen von Speltoidheterozygoten mit Compactumheterozygoten ausbleibt, dann sollten in solcher Kreuzung diejenigen Speltoidheterozygoten-Linien, welche nur Gametenelimination, aber keine Reduplikation aufweisen, ungefähr 8 Normal : 8 Speltoidheterozygoten : 1 Compactum geben, während für Speltoidheterozygotenlinien mit achtfacher Reduplikation das Verhältnis 8 Normale : 64 Speltoidheterozygoten : 1 Compactum zu erwarten wäre. Wie bei der Besprechung der Tab. 1 erwähnt wurde, ist das Compactum in einzelnen Speltoidheterozygoten-Linien in Zahlen aufgetreten, welche durch folgende Verhältniszahlen zwischen Normaltypus und Compactumheterozygoten illustriert werden können : 16 : 1, 24 : 1, 32 : 1, 48 : 1. Hierdurch wird das Zustandekommen dieses Typus in ein neues Licht gesetzt; um bei Selbstbestäubung Compactum-Pflanzen nach diesen Verhältniszahlen produzieren zu können, haben die in Frage stehenden Speltoidheterozygoten z. B. bzw. den halben, den dritten, den vierten oder den sechsten Teil von Pollen mit Compactumanlage, wie ihn die Compactumheterozygote selbst gibt, liefern müssen. Wenn man die Entstehung des Compactum-Typus nicht als Massenmutation von immerhin bedenklichem Umfange erklären will, muss hiernach angenommen werden, dass die Compactum-Anlage auch in Speltoidheterozygoten vorhanden ist, aber nicht in solchen Kombinationen oder in solcher Zahl, um sich als dominierend zeigen zu können.

In Tabelle 23 und 24 sind die F_2 -Resultate der Compactumkreuzungen mitgeteilt. Die Tabelle 23 umfasst alle Kontrollproben der Elternformen und der Bastarde, welche konstant begrannt oder unbegrannt waren. Sie geben alle die alten, wohlbekannten Spaltungszahlen und bedürfen keiner weiteren Erörterung. Aber Tab. 24 fasst in einer besonderen Uebersicht die Nachkommenschaften aller Compactumpflanzen, im Ganzen 13, zusammen, welche in Begrannung gespalten haben. Leider waren diese Pflanzen in F_1 schwach und haben schlecht entwickelte Körner geliefert, sodass einzelne Nachkommenschaften nur kleine Zahlen ergeben. Zugleich unterscheiden sie sich in bestimmten charakteristischen Punkten so weitgehend von den Spal-

tungszahlen der konstant begrannnten oder unbegrannnten Compactum-Pflanzen, dass sie das grösste Interesse beanspruchen. Jedoch es hier nötig ist, die F_3 -Resultate abzuwarten und doch werfen, obwohl erst umfassende Rückkreuzungen eine Lösung der Einzelfragen bringen

TABELLE 23. *Compactum-Kontrollkulturen 1921.*

Nr. in Jahre 1920		Nr. in Jahre 1921	Anzahl geernteter Pflanzen									
			Sqh.		Spelt.-Het ¹		Compactum				Zu- sam- men	
							norm.		kurz			
			u.	b.	u.	b.	u.	b.	u.	b.		
	Unbegrannter Compactum nach:											
59	985, ₁ u. Sqh. \times 774, ₃ u. Comp.....	2062	40	—	14	—	35	—	5	—	94	
77	774, ₃ u. Comp. \times 774, ₄ u. Sp.-Het.	2067	34	—	12	—	30	—	4	—	80	
79	774, ₃ u. Comp.	2070	28	—	14	—	38	—	2	—	82	
123	913, ₁ u. Sqh.-Het.....	2112	37	—	18	—	41	—	3	—	99	
202	913, ₄ » » »	2204	25	—	11	1	26	—	3	—	66	
206	894, ₂ u. Comp.	2206	9	—	3	—	8	—	8	—	28	
1418	722 » »	2217	40	—	19	—	34	—	2	—	95	
1419	» » »	2218	25	—	8	—	18	—	3	—	51	
1709	894 » »	2258	41	—	13	—	47	—	7	—	108	
1772	898 u. kurz Comp.....	2260	31	—	11	—	28	—	1	—	71	
1774	» » » »	2261	46	—	17	—	61	—	7	—	131	
1860	943 u. Comp.	2272	24	—	9	—	22	—	5	—	60	
»	» » »	2273	32	—	8	—	35	—	11	—	86 ¹	
	Summe	—	412	—	157	1	423	—	61	—	1054	
	Begrannter Compactum nach:											
49	822, ₃ b. Comp. \times 822, ₂ b. Sp.-Het.	2055	—	15	—	12	—	21	—	4	52	
50	822, ₃ b. Comp.	2056	—	11	—	6	—	8	—	—	25	
122	851, ₄ » »	2110	—	19	—	4	—	14	—	3	40	
131	859, ₂ b. Sqh.-Het.....	2121	—	15	—	6	—	10	—	3	34	
160	869, ₁ » » »	2165	—	8	—	2	—	11	—	1	22 ¹	
200	872, ₁ b. Comp.	2198	1	19	1	5	—	13	—	—	39	
1606	868 » »	2245	—	24	—	6	—	20	—	2	52	
1610	» » »	2246	1	30	—	10	1	20	—	5	67	
1669	872 » »	2249	—	27	—	9	—	27	—	5	68	
	Summe	—	2	168	1	60	1	144	—	23	399	

können, schon diese Resultate ein recht wünschenswertes Licht über die wesentlichen Seiten der Konstitution der Speltoid-Compactum-Heterozygoten.

Zunächst erhält man mit Hinsicht auf die Anzahl der verschiedenen Formtypen, wenn diese für Normal-Compactum als 9 Squarehead

¹ Einzelne Zwerg-Kolben ausgelassen.

: 4 Speltoidheterozygoten : 9 Normal-Compactum : 1 Kurz-Compactum gesetzt wird, für den *Uu*-Bastard die Zahlen 6 Squarehead : 10 Speltoidheterozygoten : 6 Norm.-Compactum : 1 Kurz-Compactum; im Durchschnitt nimmt also die Squarehead- und Compactum-Zahl um $\frac{1}{3}$ ab, während die Speltoidheterozygotenzahl um das 2- bis 3-fache

TABELLE 24. *F₂ von Compactum Uu-Heterozygoten.*

Nr. in Jahre 1920	P-Pflanzen 1919	Nr. in Jahre 1921	Anzahl geernteter Pflanzen									
			Sqh.		Spelt.- Het.		Compactum				Zu- sam- men	
							norm.		kurz			
			u.	b.	u.	b.	u.	b.	u.	b.		
142	862,3 b. Sqh.-Het. × 861,5 u. Sp.-Het.	2143	10	10	34	3	13	2	2	2	76	
1674	872 b. Comp.	2250	14	11	35	3	13	2	4	—	82	
Gruppe I Summe		—	24	21	69	6	26	4	6	2	158	
121	851,4 b. Comp. × 913,2 u. Sp.-Het. ...	2109	17	9	49	11	20	1	4	—	111	
135	861,1 b. Comp.	2130	18	12	46	8	15	—	—	—	99	
118	851,4 b. Comp. × 913,1 u. Sp.-Het. ...	2105	3	—	1	1	3	—	2	—	10	
119	» » × » » » ...	2106	3	—	7	—	4	—	1	—	15	
120	» » × 913,4 » » ...	2107	1	—	2	2	2	—	—	—	7	
158	892,6 u. Sqh. × 869,1 b. Sqh.-Het. ...	2160	2	1	4	1	4	—	1	—	13 ¹	
150	892,3 u. Sqh. × 919,1 b. Comp. ...	2152	3	—	7	2	10	2	2	—	26 ¹	
»	» » × » » » ...	2153	8	2	12	2	11	2	—	—	37 ¹	
Gruppe II Summe		—	55	24	128	27	69	5	10	—	318	
93	822,9 b. Sqh. × 897,1 u. Comp. ...	2090	15	4	8	23	16	—	7	—	73	
78	774,3 u. Comp. × 822,5 b. Sqh.	2068	10	5	7	13	12	—	2	—	49	
Gruppe III Summe		—	25	9	15	36	28	—	9	—	122	
86	822,7 b. Sqh. × 897,1 u. Comp. (IV)	2083	2	1	—	13	10	—	2	—	28	
Relativ-Zahlen.												
—	Gruppe I	—	4	4	12	1	5	1	1	—	28	
—	» II	—	5	2	12	2	6	—	1	—	28	
—	» III	—	6	2	3	9	6	—	2	—	28	
—	» IV	—	3	1	—	12	9	—	3	—	28	

der ursprünglichen Zahl zunimmt. Im Laufe der bereits besprochenen Untersuchungen hat es sich gezeigt, dass der Compactum- und Speltoidenkomplex nur beide zusammen, aber in den gewöhnlichen Heterozygoten nie jeder für sich allein durch Pollen überführbar sind. Es scheint hier die heterogame Chromosomenbindung, derzufolge die diese Komplexe tragenden Chromosomen einander folgen müssen,

¹ Einzelne Zwerg-Kolben ausgelassen.

aufgehoben zu sein, sodass der Speltoiden-Komplex in bedeutend größerem Umfange unabhängig von den Compactum-Komplikationen auftritt. Die Koppelung zwischen Begrannung und Speltoid-Anlage $\bar{u}Sp$ habe ich mich gewöhnt gehabt, für eine echte MORGAN'sche Koppelung anzusehen und habe die Lokalisation dieser beiden Anlagen in einem Chromosom für einen der wenigen sicheren Punkte inmitten so vieler schwer deutbarer Phänomenen gehalten; da die Koppelung sich als eine sehr starke erwies, wäre bei einem gelegentlichen »crossing-over« eine sehr ausgesprochene starke Abstossung zu erwarten gewesen. Inzwischen zeigte sie sich hier in allen *Uu*-Compactum-Bastarden als ganz oder teilweise aufgehoben.

Die begrannnten und unbegrannnten Pflanzen treten in einem Zahlenverhältnis auf, das mit dem Begriff der Abstossung ganz unvereinbar ist, da eine solche uns hier eine ebenso konstante Kombination *USp*, wie es früher *uSp* war, geben sollte. Nicht nur das, es erscheint aber auch bei näherer Betrachtung der Kreuzungen ganz gleichgültig, ob *U* oder *u* in den Bastard zusammen mit der Speltoidheterozygoten-Anlage oder umgekehrt mit der Normal-Typus-Anlage eingeführt wurde. Es bleibt wohl noch ein nicht geringer Unterschied in den Spaltungszahlen der verschiedenen Nachkommenschaften, auch in Bezug auf die Anzahl begrannter Pflanzen übrig, welche von den verschiedenen Typen ausgespaltet werden. Aber auch dieser Unterschied, der offenbar auf die Differenzen der Chromosomenbindungen zurückzuführen ist, scheint unabhängig davon zu sein, ob die verschiedenen Anlagen mit dem einen oder dem anderen Elter eingeführt werden. In der Tabelle sind sämtliche Nachkommenschaften in vier Gruppen nach der Uebereinstimmung der Spaltungszahlen zusammengestellt, dieselben sind in relative Zahlen umgerechnet, um den Vergleich etwas übersichtlicher zu gestalten. Gruppe 1 und Gruppe 4, welche die Extreme in Bezug auf das Zahlenverhältnis der unbegrannnten und begrannnten Speltoidheterozygoten bilden, nähern sich den Forderungen, die eine MORGAN'sche Koppelung stellt, nämlich dass die Gametenverbindungen entweder ♀ $\bar{u}Sp \times \bar{\sigma} UN$; ♀ $\bar{U}Sp \times \bar{\sigma} uN$ (konstante unbegrannnte Speltoidheterozygote) oder ♀ $\bar{u}Sp \times \bar{\sigma} uN$ (konstant begrannnte Speltoidheterozygote) war; diese letztere Verbindung könnte aber nur dann zustande kommen, wenn der Pollenlieferant in Kreuzung Nr. 83, 897,1 Compactum, selbst ein »anonymer« Bastard im Begrannungsfaktor gewesen wäre, aber dann mit Begrannung schon in F_1 . Auch alle übrigen Zwischenstufen, in welchen bald begrannt Spelt.-Het., bald unbegrannt

Spelt.-Het. im Uebergewicht auftritt, sind mit einer Koppelung nach MORGAN unvereinbar.

KREUZUNGEN ZWISCHEN SQUAREHEAD-HETEROZYGOTEN UND DEN ANDEREN TYPEN.

Diese Bastarde schliessen sich in ihrem Spaltungsmodus an die Compactum-Bastarde eng an und werden naturgemäss in unmittelbarer Fortsetzung dieser behandelt. Die Kreuzungsergebnisse sind hier, ähnlich wie für den Compactumtypus, weniger befriedigend. Sie werden wie folgt in gedrängter Uebersicht wiedergegeben.

Kreuzungen	Anzahl der Pflanzen				
	Norm.	Sqh.-Het.	Spelt.-Het.	Comp.	Summe
1. Sqh.-Het. \times Spelt.-Het. (Norm.-Pollen)	—	—	11	5	16
2. Spelt.-Het. \times Sqh.-Het.	—	4	—	—	4
3. Normaltypus \times Sqh.-Het.	3	—	1	2	6
4. Sqh.-Het. \times Comp.	—	1	3	—	4
5. Comp. \times Sqh.-Het.	—	—	(1)	3	4

Wir beginnen hier mit der Kreuzung Nr. 1, Squarehead-Heterozygote \times Speltoidheterozygote (Normal-Pollen), welche die sichersten Resultate, nämlich ausschliesslich Speltoidheterozygoten und Compactum-Heterozygoten gibt. Wenn wir auf die Tabelle 4 zurückgreifen, finden wir in der Nachkommenschaft von Squarehead-Heterozygoten, welche im übrigen aus 3390 begranneten Pflanzen besteht, 62 unbegrannete Speltoid-Heterozygoten und 15 unbegrannete normale Compactum-Pflanzen. Solange es nicht nachgewiesen ist, dass der Hemmungsfaktor für Begrannung *U* rezessiv auftreten kann, muss man diese unbegranneten Pflanzen als Vizinisten auffassen. Daraus folgt, dass Squarehead-Heterozygoten mit Normalpollen bestäubt Speltoidheterozygoten und Compactum annähernd im Verhältnis 4 : 1 ergeben sollen. Die reziproke Kreuzung Nr. 2, Speltoidheterozygote \times Squarehead-Heterozygote, hat 4 Squarehead-Pflanzen ergeben, von welchen zwei sich bei fortgesetztem Anbau als Heterozygoten erwiesen. Lieder fehlt die Kreuzung mit dem homozygotischen Speltoid, es darf aber hiernach vorausgesetzt werden, dass Speltoid-Homozygote \times Squarehead-Heterozygote wieder Squarehead-Heterozygote gibt, während die Speltoid-Heterozygote für die Normal-Eizellen dasselbe Resultat wie die Kreu-

zung Nr. 3, Normaltypus \times Squarehead-Heterozygote zeigt. Ferner gibt Nr. 4, Squarehead-Heterozygote \times Compactum-Heterozygote, 1 Squarehead-Heterozygote : 3 Speltoidheterozygoten. Falls der wirksame Pollen der Compactum-Heterozygote hier wie in den vorhergehenden Fällen wieder das Verhältnis 8 Normal : 1 Compactum dargestellt hätte, sollte diese Kreuzung 1 Sqh.-Het. : 8 Spelt.-Het. : 2 Comp. ergeben haben. Endlich gibt Nr. 5, Compactum \times Squarehead-Heterozygote, nur 3 Compactum-Pflanzen und 1 begrante Speltoid-Heterozygote, die als zweifelhaft angesehen werden muss, da der Pollenträger unbegrant war. Von den drei Compactum-Pflanzen waren 2 kurz-Compactum, sie haben aber alle 3 in F_2 Speltoidheterozygoten abgespaltet. Da der Compactum-Typus sowohl Eizellen mit Normal-Anlage wie mit Speltoid- und Compactum-Anlagen liefert, sollte diese Kreuzung in F_1 ausser Squarehead-Heterozygoten und Normal-Pflanzen auch die beiden anderen Bastarde liefern mit Uebergewicht an Compactum-Heterozygoten.

Die begrante Squarehead-Heterozygote gibt in der dritten Generation, Tab. 10, in ihrer Nachkommenschaft 3311 begrante Pflanzen, welche in Squarehead-Heterozygoten, Speltoidheterozygoten, Normal-Compactum und Kurz-Compactum spalten im Verhältnis 14 : 4 : 1 : 3, mit einer kleinen Abänderung 12 : 4 : 1 : 3. Auf Grund dieser Zahlen kann man mit Hilfe der vorher dargestellten Resultate für F_1 folgendes einfache, aber eigenartige Schema für die Selbstbestäubung der Squarehead-Heterozygoten aufstellen:

♀	4 Sp	1 SpC
♂		
1 N	Sp.- Het.	norm. Comp.
3 Sq	Sqh.- Het.	kurz Comp.

$$= 12 \text{ Sqh.-Het.} : 4 \text{ Sp.-Het.} : 1 \text{ n. Comp.} : 3 \text{ kurz Comp.}$$

Eigenartig, weil es nach den oben angeführten Resultaten von reziproken Kreuzungen, wie ich sie gedeutet habe, berechtigt erscheint, anstatt $Sq \ SpC$ zu setzen, da eben dieser Complex nach Verbindung mit Speltoidhomozygoten Squarehead-Heterozygoten gibt. Wenn man für die Speltoid- und Compactum-Anlagen die Symbole S bzw. C einführt, dann wird die Squarehead-Heterozygote $SSCc$ und sollte in 1 $SSCC$: 2 $SSCc$: 1 $SScc$ oder 1 konstant Compactum : 2 Square-

head-Heterozygoten : 1 Speltoidhomozygote spalten. In Wirklichkeit aber bleibt die Speltoidhomozygote ganz aus, das Kurz-Compactum wird gebildet, aber in zu geringer Zahl, und es kommen zwei neue Kombinationen hinzu, ScN = Speltoidheterozygote und SCN = normale Compactum-Heterozygote. Ein Viertel des Squarehead-Heterozygoten-Pollens müsste also die Normalanlage N besitzen. Noch schlimmer sieht es aus, wenn wir zu Kurz-Compactum kommen, das nach obigem Schema in S und C konstant sein sollte. Aus der Tabelle 11 erfolgt, dass die bedeutend überwiegende Zahl Pflanzen von diesem Typus in normalen Squarehead und Compactum spaltet und dass der Normaltypus in einer Menge vorkommt, die die Hälfte oder sogar zwei Drittel der Gesamtzahl ausmacht. Dementsprechend muss Kurz-Compactum von diesem Spaltungstypus mindestens in der Hälfte der Eizellen und in der Hälfte der Pollenzellen die Normal-Anlage besitzen. Wir dürfen also die Formel für Kurz-Compactum nicht $SSCC$, sondern $Ss S_1s_1Cc C_1c_1$ schreiben. Der Index soll nicht bedeuten, dass S und S_1 verschieden sind, sondern dass die Chromosomen, in denen diese Anlagen lokalisiert sind, in einer solchen Gruppierung vorkommen, dass die Pflanze als Doppel-Heterozygote in beiden Anlagen erscheinen muss.

Es wäre verlockend, die Analyse weiterzuführen und zu versuchen, auch N , das vermutlich SC sehr nahe steht, in etwa auf den Grund zu kommen. Aber die Untersuchungen sind noch nicht so weit vorgeschritten, um die Grundlage für eine geschlossene Beweiskette ergeben zu können. Schon bei der Aufstellung der reinen Symbole S und C haben wir über die Resultate hinausgegriffen. In sämtlichen Spaltungen, in denen Chromosomenbindungen nachgewiesen werden konnten, haben wir nie das die Speltoidanlage tragende Chromosom in freiem Zustande gefunden, aber, wenn meine Auslegung der Resultate richtig ist, immer in Bindung entweder mit dem die u - oder mit dem die Compactum-Anlage tragenden Chromosom. Es muss deshalb angenommen werden, dass das Sp -Chromosom auch hier mindestens ein anderes Chromosom im Schlepptau haben kann, und S kann deshalb etwas Anderes bedeuten, wenn es allein ist, als in der Verbindung SC .

Zum Spaltungsschema der Squarehead-Heterozygote soll noch bemerkt werden, dass hier eine vollständige Elimination für weibliche Normalgameten und $\frac{2}{3}$ Elimination männlicher Normalgameten hervortritt, während umgekehrt die die Speltoidanlage (ohne Compactum) tragenden männlichen Gameten vollständig eliminiert werden

und die entsprechenden weiblichen Gameten vierfache Reduplikation zeigen.

Man kann leicht einsehen, dass die Compactumspaltungen in einem ähnlichen Schema ihren Ausdruck finden können wie in dem für

TABELLE 25. F_2 von Squarehead-Heterozygoten.

Nr. in Jahre 1920	P-Pflanzen 1919	Nr. in Jahre 1921	Anzahl geernteter Pflanzen								
			Sqh.- Het.		Spelt.- Het.		Compactum				Zu- sam- men
							Norm.		Kurz		
							u.	b.	u.	b.	
128	859, ₁ b. Sp.-Het. × 859, ₂ b. Sqh.-Het.	2117	—	40	—	8	—	2	—	3	53
131	859, ₂ b. Sqh.-Het.	2122	—	19	—	6	—	2	—	1	28
»	» » »	2124	—	53	—	5	—	2	—	13	73 ¹
140	862, ₂ b. Sqh. × 861, ₁ Comp.	2137	—	46	2	10	—	1	—	7	66
139	862, ₁ b. Sqh. Het.	2134	—	98	2	19	1	4	—	29	153
»	» » » »	2135	—	76	—	12	—	9	—	13	110
141	862, ₂ » » »	2140	—	68	2	13	1	5	—	16	105 ¹
»	» » » »	2141	—	93	—	11	—	4	—	13	121
144	862, ₃ » » »	2144	—	23	—	12	—	2	—	5	42
160	869, ₁ » » »	2163	—	29	—	7	—	2	—	6	44
1484	801 u. Sp. »	2221	—	41	—	13	—	1	—	9	64
1549	851, ₁ b. » »	2239	—	78	—	18	—	5	—	13	114
1551	» » » »	2242	—	37	—	9	—	3	—	10	59
Summe			—	701	6	143	2	42	—	138	1032
107	710, ₃ u. Sp.-Het. × 913, ₄ u. Sqh.-Het.	2096	35	—	10	—	7	—	10	—	62
124	913, ₁ u. Sqh.-Het.	2113	70	—	36	—	11	—	18	—	135
»	» » »	2114	48	—	23	—	4	—	11	—	86
202	913, ₄ » »	2199	15	—	3	—	1	—	4	—	23
Summe			168	—	72	—	23	—	43	—	306
202	913, ₄ u. Sqh.-Het.	2200	18	—	4	(2) ²	2	—	18	—	44
121	851, ₄ b. Comp. × 913, ₂ u. Sp.-Het. ...	2108	85	33	14	5	2	—	—	—	139
184	709, ₂ b. Sp.-Hom. × 898, ₁ u. Comp.	2192	27	—	8	—	—	—	3	—	38
1853	815 u. Sp.-Het.	2267	31	3	19	9	3	—	—	—	65

Squarehead-Heterozygoten aufgestellter, wenn auch hier sämtliche Kurz-Compactum in dieselbe Rubrik eingeordnet werden. Der am

¹ Einzelne Zwerg-Kölben-Pflanzen ausgelassen.

² () begrannter Homozygote.

schärfsten hervortretende Unterschied zwischen diesen beiden Spaltungsschemen besteht darin, dass die Compactum-Heterozygoten auch Eizellen mit Normalanlage haben, man bekommt z. B.: ♀ ($3 N + 1 Sp + 3 SpC$) \times ♂ ($8 N + 1SpC$) = 24 Pflanzen von Normaltypus : 8 Speltoidheterozygoten : 27 Normal-Compactum : 3 Kurz-Compactum. Es lohnt sich aber nicht, auf die Einzelheiten dieser Spaltungszahlen einzugehen, bevor auch die verschiedenen Typen von Kurz-Compactum gründlich untersucht worden sind.

In Tabelle 25 sind noch die F_2 -Resultate für Squarehead-Heterozygoten mitgeteilt. Die Heterogamie scheint hier etwas verschieden in den einzelnen Linien, gelegen zu sein, im Durchschnitt für alle begrannten Heterozygoten bekommt man am ehesten die Zahlen 16 : 4 : 1 : 4, für die unbegrante Reihe dagegen 8 : 4 : 1 : 2, bei der Nr. 2200 sogar annähernd 6 : 1 : 1 : 6 ausser 3 Speltoidhomozygoten. Von *Un*-Bastarden liegen nur 3 vor, jeder mit seinem eigenen Spaltungsmodus, für alle ist aber eine starke Abnahme in der Compactumzahl charakteristisch. Wenn begrante und unbegrante Pflanzen zusammengezählt werden, gibt Nr. 2267 ungefähr 1 Squarehead-Heterozygote : 1 Speltoidheterozygote und Nr. 2108 entsprechend ungefähr 6 : 1. Aber Nr. 2184, unbegrante Squarehead-Heterozygote nach Kreuzung begr. Speltoidhomozygote \times unbegr. Compactum spaltet überhaupt keine begranten Pflanzen aus. Diese kann in das Squarehead-Heterozygoten-Schema mit folgendem Ergebnis eingeführt werden:

♂	♀	8 <i>uSp</i>	1 $\left\{ \begin{array}{l} u \text{ od. } U \\ SpC \end{array} \right\}$
1 UN	<i>Spelt.-Het.</i>		<i>norm. Comp.</i>
3 <i>USpC</i>	<i>Sqh.-Het.</i>		<i>kurz-Comp.</i>

Hier fehlt in den männlichen Gameten der Faktor *u* ganz; sein Allelomorph *U* dagegen ist wahrscheinlich nur auf diese beschränkt. Die Spaltungszahlen sollten nach diese Schema 24 : 8 : 1 : 3 sein.

SUMMARY.

In new strains of *Triticum vulgare* mutants of a peculiar genetic constitution occasionally appear. On account of their similarity to *Triticum Spelta* NILSSON-EHLE has termed these Speltoids.

1. In 1914 in one of our pedigree-lines of fall wheat such a Speltoid-heterozygote appeared, the offspring of which segregated only into plants of the type of the parental strain (Normal type) and Speltoid-heterozygotes. In order to study the modus of segregation and the genetic constitution of this hybrid in the seven succeeding generations about 100,000 plants of its progeny has been grown and examined. In this progeny all types apparently different from the original heterozygote have been propagated in turn, and finally in 1919 a number of reciprocal crosses were made and the resulting F_2 was examined in 1921.

2. The types in question each of which appears awned and awnless (shown, all on the same scale, figs. 1—10) are: Normal type, Speltoid-homozygote and heterozygote, Typical and Short compactum-like heterozygotes and Square-head heterozygotes, further, Dwarf »common wheat» and late »common wheat», both heterozygotes, and developing about 4 weeks later than normal and a very late Perenne type which rarely produces spikes. Besides the differences in shape and size, marked differences in fertility and in modus of segregation are to be found even within the same type.

3. Reciprocal crosses between Normal type = NN and Speltoid heterozygote = SpN result for $\text{♀ } NN \times \text{♂ } SpN$ in plants of Normal type only, and for $\text{♀ } SpN \times \text{♂ } NN$ in plants of Normal type and Speltoid heterozygotes only. These two types appear in nearly the same proportion as in the offspring of the heterozygous mother-type after self-fertilization. Therefore the production of the zygotes in this Speltoid-heterozygote by self-fertilization may be written:

$$\text{♀ } (1 N + n Sp) \times \text{♂ } (N) = 1 NN : n SpN,$$

where n in the different lines of Speltoids has the values 1, 4, (5—7) or 8. The actual number of plants obtained is sometimes an uncertain expression of the ratio of segregation, because the Normal type being the most vigorous under adverse conditions appear too numerous.

4. The factor for awns is linked to the Speltoid-complex so that the common awnless Speltoid-heterozygote is heterozygous in both, therefore awnless Speltoid-het. \times awned Normal in the progeny gives but awned Spelt.-het., and vice-versa, awned het. \times awnless Normal gives awnless Spelt.-het. in the progeny, accordingly awnless hetero-

zygous \times awned homozygous Speltoid gives awned homozygotes. When U = awnless, u = awned the zygote production by self fertilization in the awnless Speltoid heterozygote can be thus visualised:

$$\text{♀} (1 UN + n uSp) \times \text{♂} (UN) = 1 UUNN : n uSpUN.$$

5. The linkage uSp is so close, that in the progeny of awnless heterozygotes of the first 21340 plants only 4 were awned (Tab. 1), and as the seed plants were not protected against foreign pollen even these might owe their awns to accidental cross fertilization. But in Uu -Compactum-heterozygotes this linkage seems partly or entirely broken, not converted into repulsion. Therefore it can not be a Morganian linkage, u and Sp are not located in the same chromosome, the conception being that in the Speltoid-heterozygote the two chromosomes carrying u and Sp constantly follow each other by the building of ♀ gametes and are both eliminated together in the building of ♂ gametes, the linkage thus forming a kind of heterogamous chromosome binding.

6. The sex differentiation following, and possibly causing the chromosome-binding, is termed heterogamy (H. DE VRIES, NILSSON-EHLE). In the Speltoid-heterozygote heterogamy is complete when the reduplication of ♀ uSp gametes and the elimination of ♂ uSp gametes are complete so that only $uSpUN$ zygotes are produced, and it is partial when either the reduplication or the elimination is partial.

7. Partial heterogamy as shown through the ratio of segregation may remain stable through several generations, but the modus of segregation may suddenly change, (Umschlag, NILSSON-EHLE). By such reversions from complete to partial elimination of uSp gametes, homozygous Speltoids can segregate from lines hitherto yielding Normal type and heterozygotes only.

8. The ratios of segregation for lines spontaneously segregating Speltoid-homozygotes and for the F_2 from artificial crosses of Speltoids can be grouped under one of the following headings:

1) In two cases we obtained:

No elimination of ♂ Sp gametes reduplication 8 of ♀ Sp gametes or
 $\text{♀} (1 N + 8 Sp) \times \text{♂} (N + Sp) = 1 \text{ Normal} : 9 \text{ heteroz.} : 8 \text{ homoz.}$

2) In 6 cases:

elimination $\frac{7}{8}$, no reduplication, thus

$$\text{♀} (N + Sp) \times \text{♂} (8 N + 1 Sp) = 8 \text{ Norm.} : 9 \text{ het.} : 1 \text{ hom.}$$

3) In 6 cases:

elimination $\frac{3}{4}$, reduplication 8, giving

$$\text{♀} (1 N + 8 Sp) \times \text{♂} (4 N + 1 Sp) = 4 \text{ Norm.} : 33 \text{ het.} : 8 \text{ hom.}$$

4) In 3 cases:

elimination $\frac{7}{8}$, reduplication 4 or

$$\text{♀} (1 N + 4 Sp) \times \text{♂} (8 N + 1 Sp) = 8 \text{ Norm.} : 33 \text{ het.} : 4 \text{ hom.}$$

But some heterozygotes produced by crossing show complete elimination of $\text{♂} Sp$ gametes so that no Speltoid homozygotes appear in the F_2 .

9. Occasionally heterogamy can be shown in the Normal type and in Speltoid homozygotes as well, when these are heterozygotic in the awn factor. For *Uu* plants of Normal type three instances are given, and for *Uu* Speltoids one is reported by NILSSON-EHLE (1920, p. 283).

10. In the offspring of Speltoid heterozygotes, plants of Compactum type occasionally occur; thus in a total progeny of 39,146 plants, 184 were Compactum heterozygotes. In awned lines always awned, and in awnless lines always awnless, Compactum appeared. Besides, Compactum seems to appear in certain ratios in proportion to the number of plants of Normal type in the offspring, viz. : 16 Norm. : 1 Comp., 24 : 1, 32 : 1, 48 : 1, 64 : 1 or in still lower proportions.

11. The offspring of Typical compactum occasionally segregate in 1 Normal type : 1 Typ. comp. but generally in 8 Normal : 3 Spelt.-het. : 10 Typ. comp. : 1 Short comp. or thereabouts. Short compactum again yields an offspring of 2 Normal : 1 Typ. comp. : 1 Short comp. or 1 : 1 : 1 and sometimes seems to breed nearly true.

12. From reciprocal crosses with Typical compactum we deduce the fact that the Compactum complex includes the *Sp*-complex so that it may be symbolized *SpC*, hence the zygote production by self pollination of this Comp. heterozygote should be

$$\text{♀} (3 N + 1 Sp + 3 SpC) \times \text{♂} (8 N + 1 SpC) =$$

24 Norm. : 8 Spelt. het. : 27 Typ. comp. : 3 Sh. comp. : 1 Sq. het.

Thus the *Sp* complex, which in the Speltoid-heterozygote was not carried over with the pollen, in Compactum is carried with the pollen in the binding *SpC* and in the proportion 1 ♂ : 3 ♀ . But the Squarehead heterozygote is rarely found in the Compactum-progeny and Short compactum does not behave as a homozygote in *SpC* according to the formula, but rather as a double heterozygote in this character. With these symbols therefore the process is not exactly described but merely roughly sketched.

13. According to the results from reciprocal crosses, the zygote production in the Square-head heterozygote can be indicated thus :

$$\text{♀ } (4 \text{ } Sp + 1 \text{ } SpC) \times \text{♂ } (1 \text{ } N + 3 \text{ } SpC) =$$

12 Sqh. het. : 4 Spelt. het. : 1 Typ. comp. : 3 Short comp.,

the ratio in which the Squarehead heterozygote generally segregates. Here again the formula does not account for the fact that Short compactum and even Sqh.-heterozygote gives »Normal» gametes.

14. A different scheme of segregation is followed by Compactum when heterozygous in the factor for awns (Tab. 24), the ratio of awned to awnless Spelt.-heterozygotes being very variable in this case thus excluding the assumption that the factors *u* and *Sp* should be located in the same chromosome. When awned and awnless plants are added, instead of the ratio f. i. 9 Norm. : 3 Sp. het. : 9 Typ. Comp. : 1 Short. comp. we get about 6 Norm. : 10 Sp. het. : 6 Typ. comp. : 1 Short comp., indicating an interruption in the binding between the *u* and *Sp* and the *Sp* and *C* as well. The *Uu* Squarehead-heterozygotes give similar results.

15. The Perenne type segregates in one case directly from a Spelt.-heterozygote line of common type and independent of the Speltoid-complication giving Squarehead- and Speltoid-spikes when the mother-line is a Spelt.-heterozygote but Squarehead-spikes only when it is of Normal type. However the two late flowering types Dwarf- and Late »common» wheat, both segregating in a heterogamous scheme, segregate Perenne as well.

16. The above summary shows the extensive variation in the progeny of one single Speltoid mutant, but what should be the expected frequency of such mutations? When all the offspring of plants of Normal type is summarised, in a total progeny of 14288 plants 28 Speltoid-heterozygotes and 9 Compactum appear. While in homozygous awned or awnless lines the number of mutants is only 1 in 600, in the *Uu*-heterozygotes we get 1 mutant in 150 Normal plants. Do new factors appear in all these mutants or do they only represent combinations and recombinations of old factors?

17. With the assumption of a linear location of genes in the chromosomes, as found in *Drosophila*, there still might be differences of great importance in the construction of the cell nucleus in this organism and in the wheat. In the sub-species of cultivated wheat the haploid number of chromosomes can be written $x = na$; according to KIHARA for *T. monococcum* $x = 7$, for *T. dicoccum* and other sp. $x = 2 \times 7$ and for *T. vulgare*, *T. Spelta* and *T. compactum* $x = 3 \times 7$. The chromosomes show great persistence also in the genes they carry. It therefore seems plausible to assume that species with $x = na$ are

able to show true polymery, that in such species n chromosomes may carry the same or almost the same genes. If moreover the chromosomes occasionally change their position by the fusion so that f. i. chromosome Nr. 1 ♀ is joined with Nr. 2 ♂ and vice versa, the zygote would be double heterozygous in the genes in which the said chromosomes differed and complex mutations might be the result.

18. As an other and independent assumption it might be imagined that the Normal type was not homozygotic but a complex heterozygote, which, with an almost complete heterogamy, bred nearly true to type. If the yielding ability, the great vigor and self-fertility of the varieties of cultivated wheat partly sprang from heterosis in a heterozygote of this kind, it would explain the fact, that the Speltoid heterozygote in which heterogamy would then be considered as partly broken down by the mutation, not only shows a segregation of different types, but also a great variation in the heterogamous phenomena, fertility, vigor, etc. in the offspring.

ZITIERTE LITERATUR.

1. COBB, FRIEDA. 1921. A case of Mendelian inheritance by heterogametism and mutation in *Oenothera pratincola*. Genetics, Vol. 6, p. 1—42.
2. EAST, E. M. and JONES, D. F. 1919. Inbreeding and outbreeding. London & Philadelphia.
3. HERIBERT-NILSSON, NILS. 1920. Ein Übergang aus dem isogamen in den heterogamen Zustand in einer Sippe der *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas, Bd I, S. 213—220.
4. KIHARA, H. 1919. Über zytologische Studien bei einigen Getreidearten. Bot. Mag. Tokyo, S. 17—38.
5. MORGAN, T. H., STURTEVANT, A., MULLER, H. J., BRIDGES, C. B. 1915. The Mechanism of Mendelian Heredity. New York.
6. NILSSON-EHLE, H. 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. Botaniska Notiser, S. 305—329.
7. — 1920. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. (Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen II). Hereditas, Bd I, S. 277—311.
8. — 1921. Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. (Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen III). Hereditas, Bd II, S. 25—76.
9. SAKAMURA, T. 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. Bot. Mag. Tokyo, 32.
10. STURTEVANT, A. H. 1920—1921. Genetic studies on *Drosophila simulans* I—III. Genetics, Vol. 5 and 6.

11. VESTERGAARD, H. A. B. 1920. Iagttagelser vedrørende Arvelighedsforhold hos Lupin, Hvede og Byg. (Langaksede, udartede Former i almindelig dyrket Vinterhvede). Tidsskrift for Planteavl, S. 502—509. København.
12. WINGE, Ø. 1917. Studier over Planterigets Chromosomtal og Chromosomernes Betydning. København.
13. ÅKERMAN, Å. 1920. Speltlike Bud-sports in Common Wheat. Hereditas, Bd I, S. 116—127.

VERERBUNG DER HETEROSTYLIE BEI FAGOPYRUM (NEBST EINIGEN NOTIZEN ÜBER PULMONARIA)

VON K. V. OSSIAN DAHLGREN
UPPSALA

(With a summary in English)

WÄHREND dieses Jahres sind zwei Arbeiten über Heterostylie erschienen, von Frl. v. UBISCH und CORRENS, von denen der letztere sich besonders mit Buchweizen beschäftigt hat. Dies veranlässt mich meine eigenen, wenn auch unbedeutenden, Untersuchungen über diese Pflanze zu veröffentlichen. In einem Vortrag habe ich schon vorher (1919) eine Mitteilung über meine Versuche gemacht.

CORRENS hat eine grosse Anzahl Individuen gewogen und dabei gefunden, dass kein nachweisbarer Gewichtsunterschied zwischen langgriffligen und kurzgriffligen Exemplaren besteht. Das Verhältnis zwischen den Zahlen der beiden Formen können unbedeutende Abweichungen von Ratio 1 : 1 aufweisen, die aber nach CORRENS' Auffassung nicht von zufälliger Natur sind, sondern je nach der Sorte, zugunsten der Langgriffel oder der Kurzgriffel ausfallen können. Die Zahlen, die er und Frl. v. UBISCH gefunden haben, sind folgende:

	Langgriffl.	Kurzgriffl.
CORRENS	282	368
»	1276	1224
»	3660	3840
v. UBISCH.....	221	341
»	322	363

Im Gegensatz zu meinen Vorgängern habe ich die Abkommen-
schaft von jedem Individuum für sich untersucht. Das Ergebnis war
folgendes:

	Langgriffl.	Kurzgriffl.
<i>Fagopyrum esculentum</i> langgriffl.	3	9
» » »	16	18
» » »	3	3
» » kurzgriffl.	7	13
» » »	19	12
» » »	38	30

	Langgriffl.	Kurzgriffl.
<i>Fagopyrum emarginatum</i> langgriffl.	34	23
» » kurzgriffl.	39	50
» » » 2	2	2
Zusammen	161	160

Obwohl die Anzahl der beiden Typen in den einzelnen Versuchen beträchtlich schwankte, erhielt man jedoch zusammengezählt fast genau das Verhältnis 1 : 1.

Bei *Primula sinensis* (BATESON and GREGORY 1905), *P. acaulis* (GREGORY 1915) und *P. officinalis* (DAHLGREN 1916) wissen wir, dass die brevistyle Form normal heterozygot ist¹.

Wie verhält es sich bei *Fagopyrum*? Dass das Verhältnis hier dasselbe sei wie bei *Primula* kann man ja nicht so ohne weiteres behaupten. Man braucht sich ja nur zu vergegenwärtigen, dass z. B. die Eigenschaft gefüllte Blüten dem einfachen Typus gegenüber bei einer Art dominierend und bei einer anderen recessiv sein kann.²

Um eine Entscheidung in dieser Sache zu ermöglichen, ist es am besten die Pflanzen selbstzubefruchten. Dies scheint, der Literatur nach zu urteilen, sehr grosse Schwierigkeiten zu bieten, da die illegitime Pollination völlig oder beinahe völlig ergebnislos bleibt. DARWIN (1877, S. 111) behauptet Samen nach illegitimer Pollination erhalten zu haben. Die Versuchsanordnungen, gibt er selbst zu, seien »in an imperfect manner« gemacht. KORSHINSKY und MONTEVERDE (1900) meinen durch ihre genauen Experimente bewiesen zu haben, »dass überhaupt nur die legitime Bestäubung wirksam ist, dass dagegen sowohl die Selbstbestäubung als auch die illegitime Kreuzbestäubung durchaus keine Fruchtbildung zur Folge hat«. Die beiden genannten Verfasser behaupten, dass die paar Früchte, die sie nach illegitimer Pollination erhielten, mit grösster Wahrscheinlichkeit von unabsichtlich entstandenen legitimen Pollination herrühren. — CORRENS (1921) meint, dass Selbstbefruchtung und illegitime Befruchtung »ganz oder so gut wie ganz ausgeschlossen« ist. Seine eigenen wiederholten Versuche in dieser Weise

¹ Gestützt auf den Zahlen BARLOWS ist es neulich Frl. v. UBISCH (1921) gelungen auf eine elegante Weise zu zeigen, dass sich die Vererbung der trimorphen Heterostylie bei *Lythrum* und *Oxalis* einfach erklären lässt durch Annahme von nur zwei Faktoren, nämlich A, dem Faktor für Kurzgriffligkeit und B, dem Faktor für Mittelgriffligkeit. A ist epistatisch im Verhältnis zu B. Die langgriffligen Individuen sind auch hier immer Homozygoten, *aabb*.

² Siehe die Zusammenstellung bei YASUI (1920). Einige andere Fälle sind angeführt bei KAJANUS (1919), RICHARDSSON (1920) und RASMUSON (1921).

Früchte zu erhalten sind total gescheitert. — RICHER (1904, S. 202) hat kein Resultat von Selbstbestäubungen erhalten. Nach Bestäubung zwischen longistylen Pflanzen bekam er auch nichts. Brevistyle Individuen gaben dagegen einige Früchte bei einem einzigen Versuch. KIRCHNERS (1911) Angabe, dass illegitime Fremdbestäubung ein sehr geringes Resultat habe und Selbstpollination ganz ergebnislos sei, bezieht sich vielleicht auf die Arbeit des eben erwähnten Verfassers. (In seiner Stuttgart-Flora [1888, S. 213] hat er früher geschrieben, dass illegitime Fremdpollination und Selbstbestäubung nicht ausgeschlossen seien, wenn auch von geringerem Effect als die legitimen Verbindungen). — Über ALTHAUSEN's Versuche siehe unten!

Einige interessante Beobachtungen über die verschiedene Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche nach legitimer und illegitimer Bestäubung hat STEVENS (1912) gemacht. Nach legitimer Pollination fand sie »regularly» nach 18 Stunden einen dreizelligen Embryo und dass wenigstens drei Kernteilungen im Endosperm stattgefunden hatten. Nach 24 Stunden befand sich der Embryo gewöhnlich im Quadrantstadium. Die Zeit, welche zwischen Pollination und Befruchtung liegt, scheint bei den beiden Formen nicht merkbar zu differieren, und doch sind ja die Wege der Pollenschläuche ziemlich verschieden. — Bei illegitim bestäubten Blüten hatten die Pollenschläuche nach 24 Stunden »made but a very slight growth». Nach 3 Tagen (72 Stunden) fand man in einigen wenigen Fällen Pollenschläuche »extending nearly to the egg». In einigen Blüten, welche 96 Stunden nach der Pollination untersucht wurden, hatten sich 8- oder 16-zellige Embryonen entwickelt. — Wenn eine Befruchtung nach illegitimer Pollination überhaupt stattfinden kann, erfordert sie also *mehr als viermal* so lange Zeit wie nach legitimer Pollination. Irgend welcher Unterschied zwischen Selbstpollination und illegitimer Fremdbestäubung scheint nicht zu bestehen.

Angeregt durch STEVENS' Untersuchung habe ich mich im Jahre 1918 vorgenommen die Vererbung der Heterostylie bei *Fagopyrum* wenn möglich klarzulegen. Ohne grössere Schwierigkeiten gelang es mir auch Früchte nach Selbstpollination zu erhalten. Die Versuchspflanzen, vom hiesigen botanischen Garten stammend, wurden in Töpfen aufgezogen und im Zimmer aufbewahrt um jeden Besuch von Insekten auszuschliessen. Die reifen Antheren wurden mit einer feinen Pinzette losgerissen und an den Narben abgestrichen. Das Ergebnis war folgendes:

Ex. A,	<i>Fagopyrum</i>	<i>esculentum</i> ,	longistyl,	selbstpoll.	1918,	gab 32 Früchte
Ex. B,	»	<i>esculentum</i> ,	brevistyl,	»	1918,	» 20 »
Ex. C,	»	<i>esculentum</i> ,	brevistyl,	»	1920,	» 19 »
Ex. D,	»	<i>emarginatum</i> ,	brevistyl,	»	1920,	» 10 »

Leider habe ich nicht die Zahl der pollinierten Blüten notiert. Ich bekam doch erstaunlich viel Früchte. Von 231 selbstbefruchteten und 212 illegitim fremdbestäubten Blüten erhielten KORSHINSKY und MONTEVERDE nur bezw. 6 und 7 Früchte, und diese meinen sie, seien durch unabsichtliche legitime Pollinationen entstanden. RICHER bekam einmal in Juli 7 Früchte nach illegitimer Fremdbestäubung von 32 brevistylen Blüten. Alle seine übrigen Versuche waren ganz ergebnislos. Andere Verfasser haben ja, wie gesagt, gar nichts durch illegitime Bestäubungen erreicht.

Es interessierte mich nun zu sehen, ob man Früchte erhalten könnte, nachdem die Blüten in Pergaminkapseln isoliert waren. Aber keine einzige Frucht konnte ich, von den auf dem Versuchsbeet isolierten Blüten von 8 lang- und 8 kurzgriffligen Individuen, ernten. Jene Blüten aber am selben Exemplar, die nicht eingeschlossen waren, zeigten doch eine normale Fruchtbildung. Auch die Isolierungsversuche in Säcken von Musselin sind KORSHINSKY und MONTEVERDE misslungen. Besuch von Insekten scheinen demnach, praktisch genommen, ganz notwendig zu sein, wenn eine Pollination zustande kommen soll. DARWIN erhielt allerdings eine Anzahl Früchte von etwa einem Dutzend Pflanzen, die durch ein Netz bedeckt waren. Scheinbar war doch diese Isolierung nicht genügend. Ameisen, die ich mehrmals in den honigreichen Blüten beobachtet habe, können z. B. sehr gut eine Pollination zustande gebracht haben, was auch KORSHINSKY und MONTEVERDE hervorgehoben.

Durch den langsamen Zuwachs der illegitimen Pollenschläuche im Vergleich zu dem der legitimen muss ja eine illegitime Befruchtung in der Natur, wo die beiden Formen zusammen vorkommen, äusserst selten sein. Spontane illegitime Befruchtungen habe ich in folgender Weise erhalten. Zehn langgrifflige *Fagopyrum*-Pflanzen aus Uppsala habe ich 1920 in Sala ausgepflanzt, wo Buchweizen in keinem Garten vorkam. Ich habe sie in eine Reihe, drei dm. von einander entfernt, gepflanzt. Durch die Umpflanzung und den verhältnismässig schattigen Standort entwickelten sich die Pflanzen nicht besonders kräftig. Sechs Exemplare haben Früchte ausgebildet bezw. 1, 1, 2, 3, 5 und 15 Stück. In diesem Jahr habe ich in Sala 10 kurzgrifflige Nachkömlinge vom Exemplar D an einen sonnigen Ort, in guten Boden und

sehr dicht zusammen gepflanzt. Sie haben sich kräftig entwickelt. Die Fruchtbildung war bei einigen Exemplaren erstaunlich reich. Ein Individuum trug nicht weniger als 48 Früchte. — Da es mir also nach illegitimer Pollination ziemlich leicht gelungen ist Früchte zu erhalten im Vergleich zu den oben erwähnten Verfassern, könnte man vielleicht vermuten, dass ich zufällig mit einer Sippe experimentiert habe, die unter diesen Umständen verhältnismässig leicht Früchte ausbildet.

Nun zur Vererbungsweise der Heterostylie. Nachstehende Tabelle zeigt, dass langgrifflige Individuen ohne Ausnahme lauter langgrifflige Nachkömmlinge hervorgebracht haben (57 St.), d. h. sie sind Homozygoten.

Mutterpflanzen	Nachkommen	
	longistyl.	brevistyl.
Ex. A, longistyl, selbstbest.	30	0
6 longistyle Pflanzen zusammen isoliert	27	0
Ex. B, brevistyl, selbstbest.	8	10
Ex. C, » »	5	14
Ex. D, » »	0	10
Ex. A \times Ex. B.	0	3
Ex. B \times Ex. A.	2	2

Zwei kurzgrifflige Exemplare hatten sowohl lang- als kurzgrifflige Nachkömmlinge, d. h. sie waren Heterozygoten. Ex. D dagegen gab keine langgriffligen. Man dürfte also berechtigt sein anzunehmen, dass *Fagopyrum* sich ebenso verhält wie *Primula*, d. h. die langgriffligen Individuen sind *aa*-Pflanzen¹, die kurzgriffligen normal *Aa*-Pflanzen. — Wenn eine kurzgrifflige Pflanze illegitim polliniert wird können natürlich *AA*-Exemplare entstehen. Ex. D gab, wie erwähnt, nur kurzgrifflige Nachkömmlinge. Ob dies ein Zufall oder ob die genannte Pflanze ein Homozygot ist, durch eine spontane illegitime Pollination entstanden, kann man natürlich leicht entscheiden, indem man nächstes Jahr die zahlreichen Samen aussät.

Es ist mir ein Vergnügen hier einige Arbeiten von ALTHAUSEN aus einer unverdienten Vergessenheit hervorziehen zu können, welche Ar-

¹ DARWIN (S. 239) erhielt auch kurzgrifflige Abkömmlinge von langgriffligen Pflanzen, was ja von unabsichtlich entstandenen, legitimen Pollinationen herrühren muss.

beiten gerade in diesen Tagen (durch eine Literaturliste von H. WITTE, Sveriges Utsädesförenings Tidskrift 1914, S. 35) zu meiner Kenntnis gekommen sind. Er hat sich mehrere Jahre mit der Veredelung von Buchweizen an der Pflanzenveredelungsabteilung des landwirtschaftlichen Laboratoriums in S:t Petersburg beschäftigt. Die Resultate¹ sind in einigen russischen Zeitschriften publiziert und meistens mit Zusammenfassungen auf Deutsch versehen.

Im Jahre 1908 teilt ALTHAUSEN mit (S. 568), »— — dass bei illegitimer Befruchtung wenigstens die langgrifflige Form vererbt wird, und zwar mit absoluter Vollständigkeit, d. h. in 100 % der Beobachtungen. Was die kurzgrifflige Form betrifft, so haben die entsprechenden Versuche noch keine klaren Resultate ergeben». Zwei Jahre später (1910 a, S. 51) macht er folgende Mitteilung über fortgesetzte Versuche: »— — bei illegitimer Befruchtung wurde die langgrifflige Form voll vererbt, während die kurzgriffligen Mütter auch in diesem Jahre eine gemischte Nachkommenschaft erzeugt haben. Dadurch entsteht eine ganze Reihe von Fragen darüber, wie dieser Unterschied zwischen den lang- und kurzgriffligen Pflanzen aufzufassen, und wie die Entstehung der langgriffligen Nachkommen aus Samen kurzgriffliger Exemplare zu erklären ist». Irgend einen Versuch es zu erklären macht er doch nicht.

In einem Falle gibt ALTHAUSEN die erhaltenen Zahlen an (1910 a, S. 51 und 1910 b, S. 823), nämlich 42 kurz- und 7 langgrifflige nach Selbstbefruchtung von kurzgriffligen Exemplaren. Bemerkenswert ist, dass hier der Griffel der longistylen Pflanzen gar nicht oder kaum über den Antheren emporragten. Drei solche Exemplare gaben ihrerseits (1910, S. 823) Abkömmlinge genau vom selben Typus. Möglicherweise haben wir hier mit einer homostylen Rasse zu tun. BATESON und GREGORY haben ja gezeigt, dass bei *Primula sinensis* aa-Individuen durch Einwirkung von dem Faktor, der einen grossen gelben Fleck in der Röhrenmündung verursacht, homostyl werden.

Unter den Nachkömmlingen von meinem Ex. B fanden sich 4 Stück vor mit rein weissen Blüten auch im Knospenstadium. Anthocyan hatten aber auch diese Exemplare z. B. in den Stielen. Die Blattnerven waren etwas heller als bei der gewöhnlichen Form. Von den

¹ Er hat u. a. interessante Xeniebildungen konstatiert und es ist ihm gelungen Bastarde zwischen *Fagopyrum esculentum* und *Fagopyrum tataricum* zu erhalten.

Pflanzen mit rein weissen Blüten waren 2 lang- und 2 kurzgrifflig. Die Zahlenserie 12 : 2 : 3 : 2 deutet ja auf eine dihybride Spaltung.

*

*

*

Nebenbei will ich hier anführen, dass ich von *Pulmonaria officinalis* nach Selbstbefruchtung über 300 Teilfrüchte von einem grossen kurzgriffligen Exemplar erhalten habe, von einem langgriffligen aber nur 14 Stück, und trotzdem wurden ungefähr gleich viele Blüten in beiden Fällen polliniert. HILDEBRAND (1865, S. 14) gelang es nicht irgend eine Fruchtbildung nach illegitimen Pollinationen zu erhalten (25 + 30 Blüten). DARWIN dagegen fand, dass langgrifflige Individuen »growing by themselves in a garden in Surrey» Früchte ausbilden konnten. Von diesen bekam er 11 Pflanzen, alle langgrifflig! Er stellte dagegen fest, dass bei *Pulmonaria angustifolia* die langgrifflige Form, nach illegitimer Pollination »absolutely barren» ist. Aus diesen Versuchen geht deutlich hervor, dass die langgrifflige Form von *Pulmonaria* schwieriger als die kurzgrifflige Früchte nach illegitimer Pollination ausbildet. Dasselbe glaube ich bei *Primula officinalis* gefunden zu haben. — Über die verschiedene Fruchtbarkeit nach illegitimer und legitimer Pollination bei verschiedenen Pflanzen, siehe auch EVA DE VRIES (1919), EMOTO (1920) und v. UBISCH (1921).

Leider keimten meine *Pulmonaria officinalis*-Samen nicht. — Von seinen obenerwähnten langgriffligen Individuen erhielt DARWIN (S. 239) 11 langgrifflige Abkömmlinge. Kurzgrifflige Individuen von *Pulmonaria angustifolia*, illegitim polliniert, gaben dagegen 13 kurz- und 5 langgrifflige Pflanzen. Die Vererbung der Heterostylie ist hier offenbar dieselbe wie die bei *Primula* und *Fagopyrum*.

Uppsala, Botanisches Institut, Oktober 1921.

SUMMARY.

Against the statements of several authors good results are obtained by fertilizing the two forms of *Fagopyrum* with their own pollen. Long- and short-styled plants cultivated separately will also produce fruits.

Long-styled plants are homozygots (*aa*) and give by self-fertilization only long-styled individuals. Short-styled plants (*Aa*) yield plants

of both kinds. — One short-styled plant has given 10 progenies, all short-styled, and was probably an AA-type, which can be proved next year. — The forgotten results of ALTHAUSEN agree with those of the author.

A short-styled red-flowering plant produced 4 purely white- and 15 red-flowering progenies.

As an appendix is noted that by self-fertilization of *Pulmonaria officinalis* the long-styled form gave only a few, but the short-styled one a great number of fruits.

ZITIERTE LITERATUR.

1. ALTHAUSEN, L. 1908. Zur Frage über die Vererbung der langgriffeligen und kurzgriffeligen Blütenform beim Buchweizen und zur Methodik der Veredelung dieser Pflanze. — Russisches Journ. f. exp. Landwirtschaft, 9.
2. — 1910 a. Aus pflanzenzüchterischen Arbeiten am Buchweizen. — Mitt. d. Bureau d. Landw. u. Bodenkunde.
3. — 1910 b. Einige Daten aus Arbeiten am Buchweizen. — Russisches Journ. f. exp. Landwirtschaft, 11.
4. BATESON, W. and GREGORY, R. P. 1905. On the inheritance of heterostylism in *Primula*. — Proc. Roy. Soc. London. Ser. B, 76.
5. CORRENS, C. 1921. Zahlen- und Gewichtsverhältnisse bei einigen heterostylen Pflanzen. — Biolog. Centralblatt, 41.
6. DAHLGREN, K. V. O. 1916. Eine Acaulis-Varietät von *Primula officinalis* Jacq. und ihre Erbliehkeitsverhältnisse. — Svensk Bot. Tidskrift, 10.
7. — 1921. Nedärvning av heterostyli. Vortrag gehalten bei Sitzung in Botaniska Sektionen av Naturvetenskapliga Studentsällskapet i Uppsala am 11. Nov. 1919. — Svensk Bot. Tidskrift, 15.
8. DARWIN, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. — London.
9. EMOTO, Y. 1920. Über die relative Wirksamkeit von Kreuz- und Selbstbefruchtung bei einigen Pflanzen. — Journ. of the Coll. of Science. Imp. Univ. of Tokyo, 43.
10. GREGORY, R. P. 1915. Note on the inheritance of heterostylism in *Primula acaulis* Jacq. — Journ. of Genetics, 4.
11. HILDEBRAND, F. 1865. Experimente zur Dichogamie und zum Dimorphismus. — Bot. Zeitung.
12. KAJANUS, B. 1919. Genetische Studien über die Blüten von *Papaver somniferum* L. — Arkiv för Botanik, 15.
13. KIRCHNER O. v. 1888. Flora von Stuttgart und Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der pflanzenbiologischen Verhältnisse. — Stuttgart.
14. — 1911. Blumen und Insekten. — Leipzig und Berlin.
15. KORSHINSKY, S. und MONTEVERDE, N. 1900. Bestäubungsversuche an Buchweizen. — Bot. Centralblatt, 81.

16. RASMUSON, H. 1921. Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier *Godetia*-Arten und ihrer Bastarde. — *Hereditas*, II.
 17. RICHARDSSON, C. W. 1920. Some notes on *Fragaria*. — *Journ. of Genetics*, 10.
 18. RICHER, P. P. 1904. Expériences de pollinisation sur le Sarrasin. — *C. R. hebd. de séances de l'ac. d. Sci., Paris*.
 19. STEVENS, N. E. 1912. Observations on heterostylous plants. — *Bot. Gaz.*, 53.
 20. UBISCH, G. v. 1921. Zur Genetik der trimorphen Heterostylie, sowie einige Bemerkungen zur dimorphen Heterostylie. — *Biolog. Centralblatt*, 41.
 21. VRIES, EVA DE. 1919. Versuche über die Frucht- und Samenbildung bei Artkreuzungen in der Gattung *Primula*. — *Rec. Trav. Bot. Néerland.*, 16. — Auch Diss. Zürich.
 22. YASUI, K. 1920. Genetical studies in *Portulaca grandiflora*. — *Bot. Mag.*, 34.
-

NACHTRAG.

Nachdem Obenstehendes schon in Korrektur war, ist ein kurzes Referat eines Vortrages von LAIBACH erschienen, woraus ich folgendes zitiere: »Dass auch bei *Linum austriacum* und *L. perenne* die Langgriffel rezessive Homozygoten, die Kurzgriffel gewöhnlich Heterozygoten sind, wurde für erstere Pflanze sichergestellt, für letztere wahrscheinlich gemacht«. (F. LAIBACH, Über Heterostylie bei *Linum*. — Bericht über die Gründung und die erste Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft. — Sonderabdruck aus der Zeitschrift f. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre, 27. 1921.)

THE SPECIES AND THE VARIETY AS ECOLOGICAL UNITS

BY GÖTE TURESSON
INSTITUTE OF GENETICS, ÅKARP, SWEDEN

DURING the last two decades great progress has been made with regard to the experimental study of the species problem from the genetical point of view. Not only has Mendelism gone far to show that species follow the same laws as varieties with regard to segregation and combination; it has also been able to demonstrate and to a certain extent copy Nature's own course in the building up of new species. This has been admirably shown by LOTSY (1916) in the well known case of *Antirrhinum rhinanthoides*, produced from a cross between *A. glutinosum* and *A. majus* and so different from its parents that a trained botanist would refer it rather to the genus *Rhinanthus* than to *Antirrhinum*. It is constant in certain characters but varies in others in the same way as the Linnean species. The extravagant types produced by HERIBERT-NILSSON (1918) from various *Salix* crosses belong to the same category of facts. All of them (*Salix amerinoides*, *S. pendulifolia*, *S. monandra*) demonstrate in a striking way the process by which new and morphologically very remarkable organisms arise.

Thus, while the belief that the Linnean species of the present genetically represent complicated products of recombined Mendelian factors, or genotype compounds, has been strengthened nobody would maintain that the problems connected with the formation of the Linnean species are exhausted by this demonstration. Most of these species are, as every earnest inquirer will find, in their natural habitats rather stable products, which do not live in any extensive connubium with congeners of other species. The bridgeless gaps found between species of the same genus, the final moulding of the Linnean species, remain then to be explained. The Darwinian idea of selective processes at present offers to most minds a plausible explanation of the differentiation of Linnean species. Although very little is known with regard to the actual play of these selective processes, certain facts likely to demonstrate the complex nature of selection

have been brought to light. KÖLREUTER (1761) showed that a species when pollinated simultaneously with its own pollen and pollen from another species breeds true to type in spite of the fact that it otherwise gives hybrids when crossed with that species. That the native pollen is favoured as compared with foreign has been shown by HERIBERT-NILSSON (1920) in the case of *Oenothera Lamarckiana*. He found that pollen tubes of *O. gigas* grew more slowly in the styles of *O. Lamarckiana* than the *O. Lamarckiana*'s own pollen tubes. The terms elimination, certation, prohibition and substitution discussed by HERIBERT-NILSSON refer to phenomena which give rise to aberrant types of segregation. The importance of such gametic and zygotic complications has been discussed more recently by NILSSON-EHLE (1921). They are all particularly well calculated to throw light upon selective processes of great weight. However this »pre-natal selection» may limit the output of new organisms, hybrids between already existing species would no doubt be more numerous and more widely distributed in nature were it not for the controlling effect of living and non-living factors of the outer world. Various disturbances involving different organs are frequently seen in hybrids and in »artificial» species, and this fact does not support the idea that such organisms are able to hold their own with nature. We are thus forced to the conclusion that the present-day species represent the only possible and necessary outcome of the complex processes of selection in this epoch of the earth's history (cp. HERIBERT-NILSSON, 1918). As a natural consequence we are led to the inference that a change in the inorganic world must bring about a corresponding change in the organic, inducing a recombination of Mendelian factors now distributed in living organisms and resulting in the formation of new genotype compounds or species (= evolution).

The species problem is thus seen to be in a large measure an ecological problem. As such it has hitherto remained almost un-attacked from an experimental point of view. While at present the purely genetical side of the problem is fairly well understood, we have nothing like a reliable picture of the significance of the ecological factors in the differentiation process of the organisms. Our knowledge with regard to the species problem may be shortly expressed by stating that while our understanding of the *genospecies*¹ is reason-

¹ The term *genospecies* is here meant to embody the known facts about the genotypical construction of the Linnean species; it has nothing to do with the *genospecies* of RAUNKIAER (1918), who employs the term in the sense of Lotsyan

nably satisfactory, such a statement is not warranted with regard to the *ecospecies*.

In the efforts made by the writer to arrive at an understanding of the Linnean species from an ecological point of view — of the *ecospecies*, as I prefer to say in the following — studies have been made of a number of plant species. Usually species with extensive distribution, each occurring in as many different localities as possible, have been selected. The conditions in the natural habitats have been noted as far as possible, and seeds and pieces of turf have been collected and brought home from various habitats in order that the types might be followed in permanent cultures laid out in the experimental fields. A review at this stage of some of the results of these studies is intended to show the necessity and importance of a comparative study of organisms in their natural habitats and in the experimental field when the question of the differentiation of species and varieties is to be discussed.

It is much to the purpose to start with certain species belonging to the genus *Atriplex*, which have been in my cultures since 1916. Several species of this genus grow abundantly along the Swedish coast. One of these species characterized by thick, fleshy, rhombic-lanceolate leaves, and flowering earlier than any other of our species grows all along the coast in the zone nearest to the water. Sets of seeds and small plants of this species have been collected from some thirty different localities and cultivated. A remarkable hereditary variation has been found to occur. The distribution of these varieties in nature offers, however, a most interesting study. It is found that the eastern coast strip is inhabited by a certain group of types distinctly different from the population inhabiting the rest of the coast (fig. 1). This group of types has been described under the specific name *Atriplex praecox* by HÜLPHERS (in LINDMAN, 1918). If the species is examined on the west coast, we find that the coast farthest to the south, the marshy coast strip along the Sound, is inhabited by types which in the fruiting stage are easily seen to be quite different from other types of the species but which during the flowering period closely resemble the eastern representative. Types of this southern group were described as long ago as 1838 by DREJER (1838) under the

*species», i. e. homozygotic biotypes. Since there is already in existence an older and well-established term, which covers this conception, viz. JOHANNSEN'S pure line, no valid objection can be raised to the use of the term *genospecies* in the sense given to it in the above.

specific name *Atriplex longipes* (fig. 2). The name has disappeared from modern handbooks, or else it has been discarded with the remark that it refers to abnormal plants of other species. The «abnormal» characteristic meant is the long-stalked, leafy, fruiting bractlets, a characteristic found by me to be a hereditary feature peculiar to these southern types. Going up along the west coast, north of the Sound, we meet with a third set of types, which by cultivation have been found to be genotypically different from the eastern and southern representatives. Forms belonging to this variety are now included under the specific name *Atriplex hastifolium*, SALISB. in systematic



Fig. 1. *Atriplex praecox* from the east coast (pot 12 cm. high).

handbooks (fig. 3). They have certain characteristics in common with the southern and eastern groups, but are easily distinguished from these. The flowering period, although coming earlier than in other *Atriplex* species, falls later than in *A. praecox* and *A. longipes*.

There can be no question that these three «species» belong to the same ecospecies. They form as such a natural group with an almost uninterrupted distribution all along the coast, occupying the lowest zone of the shore nearest to the water, where no other species of the genus thrive well: A cross made between *A. longipes* and *A.*



Fig. 2. *Atriplex longipes* from the Sound (diameter of pot at top 18 cm.).



Fig. 3. *Atriplex hastifolium* from the west coast (diameter of pot at top 18 cm.).]

praecox has been found to give a progeny which does not show any decrease in fertility¹. In the further discussion of this complex other well defined species of the genus must be taken into consideration. Hybrids between the above-discussed »species» and these latter ones are occasionally found on the east coast and along the Sound, although they are usually very difficult to trace. On the west coast, north of the Sound, these hybrids however become so frequent that it is sometimes difficult to find representatives of the above-mentioned western type except in certain places, where other species of the genus, such as *Atriplex Babingtoni* and *A. latifolium*, grow but sparsely. Here, then, the typicalness of the type depends on the number of other species present on the same spot. When these latter are present in sufficient number the »swamping» of the variety in question is very likely to occur. As *A. Babingtoni* and *A. latifolium* are more abundant on the west coast than on the east coast there are fewer chances of hybridization between *A. praecox* and these species, but the distinctness of the latter variety cannot be due to this circumstance alone, since places are known where all the species occur indiscriminately without inducing any swamping of *A. praecox*. It has already been stated that the types under consideration flower very early compared with other species of the genus, and that this is particularly true of *A. praecox* and *A. longipes*, while the flowering of the western variety falls somewhat later. That this circumstance accounts for the differences in the degree of hybridization between the eastern and western varieties is more than likely. The western variety flowers late enough to find particularly early individuals of other species flowering at the same time. Hybrids are thus formed yearly, and back-crossing might ensure the persistence of hybridogeneous forms even if the primary bastards are less vital than the parents.

A natural circumscription of the ecospecies is thus seen to exist to the east and south, while it is often swamped on the west coast. Similar peculiarities in the behaviour of a great number of plants and animals are well known. The species may be well defined within a certain area and the systematist has no difficulty in tracing it; then suddenly a nearly related species (or several of them) is found to intrude upon the area at certain points, causing great variation in type and unsurmountable difficulties to the systematist. These inter-

¹ Further information with regard to the experimental study will be given in publications to appear later.

mediate areas harbouring mixed types would seem to be best suited for the study of the differentiation of the species from an ecological point of view, as are also the zones of contact between varieties belonging to the same ecospecies to be discussed in the following. The case so often seen where a species at its boundary-line hybridizes and gets swamped by other species in spite of the fact that these same species may occur side by side within the »natural» area of that species without any swamping, is most likely due to the different genotypical constitution of the species near the border line. This has been shown to be the case in the above-mentioned western *Atriplex* variety, and a certain peculiarity, which distinguishes this variety from all other known types of the ecospecies, viz. the late flowering, has been pointed out as a reasonable cause of the mixing with other species on that coast. Other cases of hybridization in the zone of contact between different species will probably also be found to be due to changes in the genotypical construction of the species at their limits of distribution.

The factors likely to bring about changes in the genotypical construction of species at different points of their geographical distribution have now to be considered. In order to evade the complications arising when parts of a plant population become geographically isolated from the bulk of the population, only such plants as combine an extensive and uninterrupted range with an extraordinary frequency have been investigated. Certain *Atriplex* species, as for instance the one discussed in the above and known under the different names of *A. praecox*, *A. longipes* and *A. hastifolium*, comply with this demand fairly well. The *Atriplex* ecospecies just discussed occurs and has been followed along the coast from Stockholm round southern Sweden up to the middle part of Bohuslän, on the west coast. Cultivations have shown that the hereditary variation within each of the three above-mentioned varieties is by no means slight, and different forms belonging to these varieties have been described and named by systematists. When well acquainted with the material one has no great difficulty in stating from which of the three coast strips a certain form has been collected. For in spite of the considerable variation within each of the three varieties there are certain characteristics which are common to all the forms of the particular variety. When therefore it is found that the ecospecies is split into three well-defined varieties, each occupying different but distinct stretches of a continuous strip of coast, the question becomes pressing whether or not climatic and

edaphic factors are responsible for the splitting up of the ecospecies in these distinct varieties. The climatic differences would seem to be sufficiently great to produce a dissimilar development and differentiation of the population in the three localities. That the flora of the much exposed west coast of Sweden is very different in character from the flora of the more sheltered, less extreme eastern coast is well known. I have pointed out in a previous publication (Turesson, 1919) that numerous prostrate plant forms are found on the exposed west coast. This is especially true of the species belonging to the genus *Atriplex*, and therefore it is not surprising to find that the west coast variety of the *Atriplex* ecospecies under discussion differs from the eastern representative precisely in regard to stature. Forms with hereditary erect branches are rare in the west coast variety. That prostrate forms of the species are »favoured» on the west coast, while erect ones tend to become eliminated, seems then to be a very reasonable assumption.

The experience gained from other species in the course of these studies considerably strengthens the assumption of the importance of climatic and edaphic factors in the differentiation process of varieties. Some examples are here given. The coast form of the common scentless camomile, *Matricaria inodora* var. *maritima*, occurs both on the west coast and on the east coast. The coast form differs from the inland forms in many characteristics but especially in having thick, fleshy leaves and bushy growth, both these features being hereditary and constant in cultures. When sets of individuals of this coast form collected in various places (where hybridization with the inland form is excluded) along the east and west coasts are studied comparatively in cultures, important differences between the eastern and western sets will at once be seen. The west coast sets always contain more numerous prostrate types than the east coast sets, and the fleshiness of the leaves is much more pronounced throughout in the former than in the latter. Collections of other plant species show similar peculiarities. Mention may be made of *Solanum dulcamara*, a plant with an extensive distribution in Sweden. Sets of this plant from different points on the east and west coasts have been cultivated and studied comparatively. It is found that the eastern sets contain all kinds of types as to characters of leaf, while sets collected on the exposed western coast show a remarkable conformity in type being all referable to the hairy, thick-leaved form called *S. dulcamara* f. *marinum*, BAB.

The features dealt with belong strictly to the category of characters usually called adaptations. As far as this term is employed to mean a Lamarckian mode of origin of the characteristics in question no support can be given it; if it is employed to express the idea that



Fig. 4. *Hieracium umbellatum*, woodland variety (about $\frac{1}{3}$ nat. size).

certain hereditary forms of an 'ecospecies' are favoured in a certain locality, while others are expelled in some way or other, much is to be said in support of it. The study of the coast plants just mentioned has clearly brought out the fact that the genotypical constitution of the ecospecies under discussion varies with the locality, and that the west coast forms of the plants represent throughout more 'extreme varieties' than the east coast forms (when compared with the 'inland forms'). When such a parallelism is found to exist between the extremeness of type and the extremeness of locality there can be little doubt as to the profound importance of climatic and edaphic factors in the differentiation process of varieties and so-called adaptive forms.

Before discussing any further the significance of such forms, mention should be made of the behaviour of an ecospecies distributed within a continuous area, where localities different in nature alternate with one another. The species which has been particularly studied from this point of view is *Hieracium umbellatum*, a typically cross-fertilizing plant (not apogamous) with an extensive range in Sweden. Material collected in different ha-

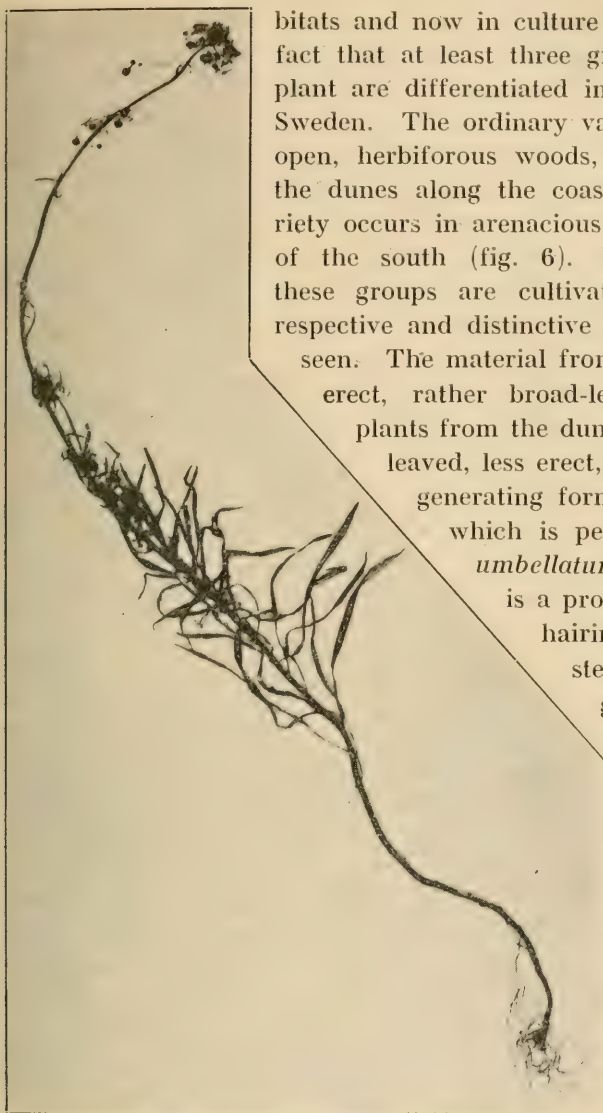


Fig. 5. *Hieracium umbellatum*, dune variety
(about $\frac{1}{3}$ nat. size).

bitats and now in culture tends to bring out the fact that at least three groups of types of this plant are differentiated in southern and middle Sweden. The ordinary variety (fig. 4) grows in open, herbiferous woods, the second grows on the dunes along the coast (fig. 5); a third variety occurs in arenacious fields in certain parts of the south (fig. 6). When sets of turfs of these groups are cultivated side by side, their respective and distinctive characters are at once seen. The material from the woods represents erect, rather broad-leaved forms, while the plants from the dunes show more narrow-leaved, less erect, and strongly shoot-regenerating forms. The third variety, which is perhaps to be called *H. umbellatum* var. *dunense*, REYN, is a prostrate plant with much hairiness at the base of the stems and is unable to regenerate during autumn.

There is great variation within the groups in regard to the shape of the leaf margin, the inflorescence etc., but the groups as such are quite distinct in the majority of cases.

The close relation of these groups, or varieties, to the habitat presents a most interesting study.

The varieties are sometimes found growing within a short distance from each other, as for instance in the south-east corner of Skåne (southernmost Sweden), where woods, dunes, and sandfields alternate. The prostrate variety is found growing abundantly on the sandfields north of Kivik. This variety is succeeded by the variety typical of the woods

at a point just south of that village, where the woods of the Stenshuvud region begin. The point where the two forms meet has been found, and the cultivated material from this place shows all kinds of intermediate types. The geographical point to the south where the variety typical of the woodland region ceases has not yet been located, but the prostrate variety inhabiting the sandfields north of Kivik reappears in its most typical form on the sandfield north of Simrishamn. It then dominates the coast at least down to Skillinge, a small fishing village, but disappears again a little farther to the south, where the sand-dune region of Sandhammar begins. The typical sand-dune variety



Fig. 6. *Hieracium umbellatum*, from arenaceous fields (about $\frac{1}{3}$ nat. size).

now flourishes unrestricted. The successions of varieties here described take place within an area found to be about 35 kilometres in extent. The point northwest of Kivik, where the prostrate variety of the arenaceous fields meets the inland variety of the woods, has been located. The prostrate variety follows the sandfields and is found quite typically about 15 kilometres from the sea. The sandfields are now replaced by woods. Woodlands situated about 20 kilometres from the sea have been

found to harbour intermediate types. The intermediate zone is probably quite narrow, as cultivated material collected at random at a distance of 2 kilometres to the west of the latter locality contains the typical woodland variety only.

The evidence furnished by the distribution of these varieties of *Hieracium umbellatum* within a limited and continuous area shows that the different varieties are restricted to distinct localities within the area, and that the reappearance of a distinct locality occasions the reappearance of the variety typical of that locality. These facts, as well as those discussed above with regard to coast plant varieties, are inconsistent with the view often held and defended that the kind

of variety present in a certain locality is mainly determined by chance. The intimate relation of the above discussed varieties to the environment is, indeed, the only possible explanation. It is for several reasons inappropriate, however, to employ the terms adaptation or adaptive forms for these kinds of varieties. It introduces and propagates the teleological idea that need controls the origin of characters. The term likewise brings with it the erroneous idea that the origin of so-called adaptive characters represents a phenomenon *sui generis*, viz. the origin of these characters through the direct (Lamarckian) effect of environmental influences, in contrast to the origin of so-called »Organisationsmerkmale». The concept of adaptation, further, has led biologists to believe that the primary cause enabling a certain plant to live in an extreme locality is to be sought for in the habitus of that plant and in morphological details. However, it is evidently the genotypical constitution of the individual plant which is the point of primary importance. The morphological details and the habitus of a given plant represent only the result produced by the reaction of the genotype to definite external conditions, it represents the *reaction-type*¹. We further know that similarity in reactiontype does not mean similarity in genotype. The prostrate character in certain *Atriplex* forms, for instance, may be in the one case a modification, in the other case a hereditary variation, for even some of the usually erect branched forms may become prostrate if the intensity of light becomes strong enough, as I have shown some years ago (TURESSON, 1919). That the process of selection, however, intervenes and directs the genotypical differentiation of the population in a given locality becomes apparent when it is found that the majority of the individuals on the exposed west coast consist of hereditary prostrate forms, i. e. forms reacting very readily to light and becoming prostrate even in ordinary light.

The differing phenotypical reactions, or the different reactiontypes, of a given plant, when exposed to differing environmental factors, are thus factors of great moment. However, the differing genotypical reactions of a plant population, when distributed over a continuous area comprising different types of localities, is a fact of still greater importance from an ecological point of view. From what has been said in regard to the occurrence of distinct varieties of an eco-

¹ Used here in the same sense as phenotype (JOHANNSEN, 1913); the term might have some value when the product of the *reaction* is to be emphasised.

species distributed in that way it appears reasonably safe to conclude that the varieties in question each represent the *genotypical response* of the ecospecies to the respective localities. When the development of a distinct variety in a distinct locality is thus expressed in terms of reaction even such concepts as »selection» and »survival of the fittest» also become rather superfluous.

The reaction products of the above discussed ecospecies have been called varieties. That this term gives an inadequate conception of the result of the genotypical reaction of an ecospecies to a specific habitat is obvious. It is rather arbitrarily used to denominate different kinds of hereditary deviations from a valid or supposed type and cannot therefore be advantageously employed in any ecological sense. The term *ecotype* is proposed here as ecological unit to cover the product arising as a result of the genotypical response of an ecospecies to a particular habitat. The *ecotypes* are then the ecological sub-units of the ecospecies, while the *genotypes* are purely Mendelian sub-units of the genospecies. A knowledge of the ecology of an ecospecies presupposes a knowledge of its most important ecotypes, and the knowledge of the ecology of the latter involves primarily a study of the variation and the distribution in nature of each of these ecotypes.

The study of the species along these lines furnishes a necessary complement to the Mendelian study of the species problem. The importance of this line of research for the understanding of biogeographical and biosociological questions is also evident.

February 5th, 1922.

LITERATURE CITED.

1. DREJER, S. T. N. 1838. Flora excursoria Hafniensis. — Hafniae.
2. HERIBERT-NILSSON, N. 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. — Lunds Universitets Årsskrift, N. F. Avd. 2, Bd 14, Nr. 28.
3. — 1920. Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. — *Hereditas* I, 41—67.
4. JOHANNSEN, W. 1913. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. — 2. Aufl. Jena.
5. KÜLREUTER, D. J. G. 1761. Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig.
6. LINDMAN, C. A. M. 1918. Svensk fanerogamflora. Stockholm.

7. LOTSY, J. P. 1916. Evolution by means of hybridization. — The Hague.
8. NILSSON-EHLE, H. 1921. Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. — *Hereditas* II, 25—75.
9. RAUNKIAER, C. 1918. Über den Begriff der Elementarart im Lichte der modernen Erbliehkeitsforschung. — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl.*, 29, 225—240.
10. TURESSON, G. 1919. The cause of plagiotropy in maritime shore plants. — *Lunds Universitets Årsskrift*, N. F. Avd. 2, Bd 16, Nr. 2.

HEREDITY IN THE CASE OF DEMENTIA PRAECOX AND RELATED DISEASES

BY SØREN HANSEN
COPENHAGEN

IN studying the inheritance of mental disease it is necessary to remember, that what we call mental disease is only the manifestation of some faulty condition in the brain, about whose nature and existence we usually know practically nothing. This has been so often said, that it may seem superfluous repetition, yet it is necessary for the reason that just in this field the inherited conditions are so difficult to unravel, that the starting point must be perfectly clear if the work is to lead to results in any way satisfactory. The material we work with is of such a nature that the greatest care is needed. The apparent symptoms of disease are in great part not easily distinguished from quite simple mental disturbances and are often blurred by complications of very different nature. Even in distinct cases of inherited mental diseases it is extremely difficult to determine how great a part heredity plays and what importance should be ascribed to the various outer and inner participating causes, which must of necessity be considered. The aim in the study of the inheritance of mental disease is not however to deepen or further our knowledge of heredity itself. Such a material is not suited for that purpose, but by reasonable treatment it may throw light on the causes of the inherited diseases and their mutual connection; and to lighten this task it is both permissible and necessary to keep to the manifestations and exclude their still unknown, deeper causes.

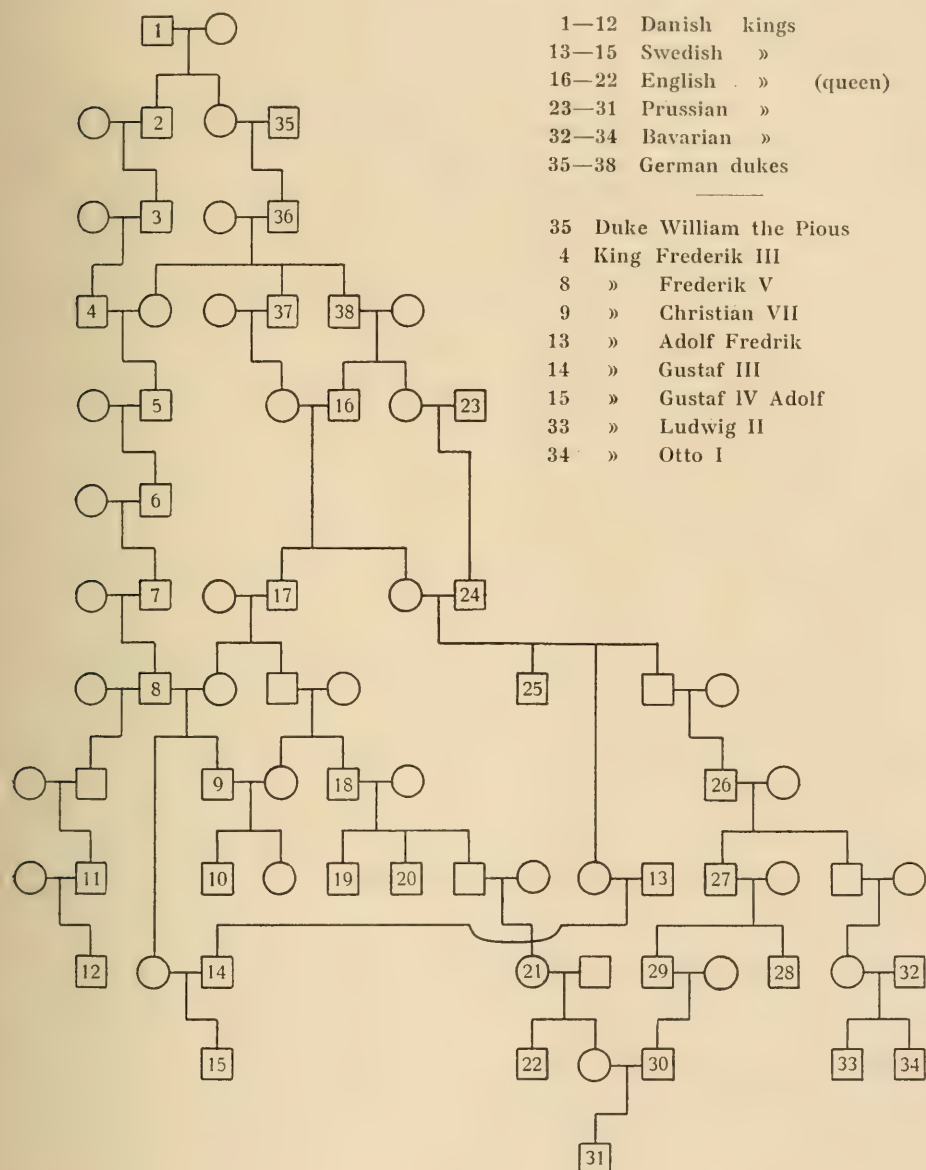
The mental disease dealt with here, owing to its great frequency and serious character, is the one which has the greatest interest of all. Like most of the other diseases it is not a sharply defined entity; it must rather be regarded as a group of nearly related diseases, without our knowing however, what it is that determines the differences in the appearance of the disease. It may be that different outer or inner causes modify the same basal weakness, or there may be a different localisation of the same diseased condition in the central nervous system or a different diseased condition in the same part of this, but

however little we know about it, the picture of the disease in its entirety is sufficiently clear to justify us in treating it as a manifestation of a degenerative process in the central organ, which may show itself at different periods of life and may be modified by different outer and inner causes. This degenerative process may almost be considered as a too early cessation of the normal functions in a certain part of the central organ, and in so far the title *Dementia præcox* is so fitting that it deserves to be retained. In other diseases, when the normal functions cease too soon in other parts of the central organ, this may occur with or without disturbance of the mental balance and in several of these diseases we can even detect a destructive process with varying localisation. These so-called abiotrophisms doubtless have different causes, but the most obvious seems to be an inherited, diminished vitality in the part concerned of the organ. In favour of this view at any rate we have the fact, that such diseases are very often inherited; naturally however this does not exclude the possibility, that a similar functional or somatic destruction with the same or similar manifestations may arise from quite other causes. That *Dementia præcox* depends upon such an abiotrophic process, is only a supposition, but its mode of appearance and the course it follows point in this direction. The destructive process is essentially functional and the somatic indications in any case are not specially well-marked. Not rarely the disease appears so suddenly and takes such a violent course, that it must be considered to arise from a purely chance disturbance of the nutritive conditions of the organ and not from any abiotrophism; and this is one of the reasons why the inheritance of the disease is so irregular and difficult to determine. In general however, there is a well-defined, inherited disease, arising insidiously and usually in youth. On the other hand, there seems no doubt that it is identical with quite similar diseases which appear very late or very early, as *Dementia senilis* or *puerilis*, or may even be inborn.

Dementia præcox is inherited in such an irregular manner, that in any case it cannot be regarded as a simple monohybrid, recessive or dominant character. This is not unusual however. The great proportion of the inherited diseases are such complicated phenomena, we can hardly imagine that they are based on a single factor, but as experimentation is excluded and as a sufficiently large and reliable material can be obtained only with great difficulty, the genetic analysis is not easy. It is not sufficient to know, how many sound brothers and sisters a certain number of diseased persons may have and from these

to calculate the numerical proportion of sound and diseased in the family, since we know nothing about the many families in which the disease does not appear, though the genetic antecedents for it are present: it is also of subordinate importance that the families are but rarely so large, that we can expect any frequent realisation of more complicated genetic formulae. When the usual number of children is three, four or five, it is not easy to show that an inherited disease occurs on an average in one of sixteen in a family. Using a very large material RÜDIN (1916) with the mathematical assistance of WEINBERG has endeavoured to find the numerical proportions of Dementia præcox, but the result is not encouraging. The only thing certain is, that the disease occurs so rarely in families, that it must of necessity be polyhybrid, but how many factors have to be presupposed, and whether they are recessive or dominant, cannot be solved in this way. As already noted, all knowledge is wanting of the families in which the disease does not appear though the basis has been present in the antecedents. By direct study of the single families, however, it can easily be seen, that at least one of the factors, which cause the disease, must be recessive, as it is undoubtedly handed down as a recessive character. It only exceptionally appears in two successive generations and is not known to have been observed in three. We have an interesting case in the royal family of Hanover, which can be referred back to the insane Duke William the Pious, of Brunswick-Lüneburg, who suffered without any doubt from Dementia præcox. How the disease showed itself in a number of his successors, can scarcely be determined, but in the Danish King Christian VII it may certainly be considered to have arisen from the peculiar connection between his parents, a homozygotic connection with respect to a recessive factor. The father, namely, the Danish King Frederik V was descended from Duke William the Pious through the latter's granddaughter, Queen Sophie Amalie who married Frederik V's great-great-grandfather, Frederik III, and the mother, the English Princess Louise, was a granddaughter of George I, who was a great-grandson of the Duke (THACKERAY, 1860). Royal paternity is perhaps not always quite trustworthy, and the genetic analysis can scarcely be considered as worked out according to pure principles, but we have this in favour of the correctness of the final result, that King Christian VII's sister, Princess Sophie Magdalene, who married the Swedish King Gustaf III, whose mother, King Adolf Fredrik's Queen Ulrika, was a granddaughter of George I, likewise had an insane son, the Swedish King Gustaf IV Adolf. Such cases are by

no means rare, though it is only exceptionally that they can be followed through so many generations; along this way also we come no further



than to a fairly certain proof that at least one of the factors, which condition Dementia præcox, must be recessive.

Somewhat more fruitful is the study of the genetic relation between Dementia præcox and a number of other inherited diseases, which according to experience frequently occur in such families. The commonest of these is imbecility in all degrees, from slight feeble-mindedness to pronounced idiocy. Although our knowledge of these defects is still but faulty, it seems nevertheless certain, that the inherited forms — with exception of the puerile Dementia identical with Dementia præcox — are handed down as dominant characters. Since Dementia præcox usually occurs in individuals with normal or even superior intelligence, the disease cannot be regarded as a higher degree of imbecility or as the final result of a progressive degeneration; it seems rather that in the families, where Dementia præcox occurs along with imbecility, there must be a dominant common factor which along with an accessory, recessive special factor gives Dementia præcox, and along with other dominant or recessive factors gives either imbecility or quite different diseases. Since intelligence is not a single character, the lack of intelligence naturally cannot be regarded as such either and in so far it is very probable, that the inherited forms of imbecility, which seem to differ only quantitatively, are in reality dependent on one or more polymeric factors, but any closer investigation of this possibility will not bring us any further.

Imbecility in the antecedents is not a necessary presupposition for the development of Dementia præcox in the successors, but it often appears in such a slight degree that it is overlooked and is not seldom masked by criminal tendencies or by the feminine equivalent of criminality, moral looseness, but especially by drunkenness. Numerous cases of chronic alcoholism are in reality but the expression of imbecility, and in this we have the explanation why Dementia præcox and other inherited diseases very often appear to have their origin in drunkenness in the antecedents. In the rich material at my disposal in the extensive registers of the Danish Anthropological Committee of persons with inherited defects, for example, there is a family with two cases of Dementia præcox in first cousins which had nine cases of severe chronic alcoholism among the antecedents as well as a single case of imbecility in a younger individual. Not seldom, however, cases of Dementia præcox occur to all appearance quite isolated or, what amounts to the same thing genetically, in two or, though very rarely, in several of a family, but even this is not incompatible with the view, that the disease rests upon the contemporaneous presence of two —

or several — basal factors, which may have been present in each of the parents without manifesting itself in them or their antecedents.

It is obvious, that the investigation of such families requires a considerable amount of preliminary work. Information regarding the more remote portion of the family which comes to the knowledge of the mental specialist, is usually and must necessarily be incomplete and uncertain, where it is a question of something so indefinite as weak-mindedness and lesser mental deficiencies; but the conception of the genetic connection between these and Dementia præcox, which is dealt with here, is greatly strengthened by the relation of this disease to other related diseases; and especially to the serious eye disease known by the name of *Retinitis pigmentosa*. Here we have very characteristic, somatic features in the picture of the disease, namely, a peculiar pigment degeneration in the retina, which leads to a progressive constriction of the field of vision with hemeralopia, which usually enables the disease to be easily diagnosed. But even here lighter forms may occur without very obvious changes in the retina, though as a rule these are only the incipient stages and thus have little interest. The distinct cases occur just like many other inherited diseases sometimes apparently quite isolated or in several members of a family, sometimes in more or fewer, successive generations. Exceptionally, but very rarely, the disease may skip one or several generations, but this is not in conflict with the fact, that it is inherited as a dominant characteristic, since like Dementia præcox it may be regarded as dihybrid or polyhybrid. Just as the dominant basal factors, on which it presumably depends, may be separated after being together through some generations, they may also collect together again and become manifest without the disease therewith losing its dominant character.

Since Retinitis pigmentosa occurs comparatively frequently in the same families as Dementia præcox and inherited imbecility, it is reasonable to conclude, that one of the dominant factors, which conditions it, is the same as that which connects Dementia præcox with imbecility, whilst the second is an accessory special factor, which conditions the degeneration in the peripheral organ. Again, the disease likewise appears comparatively frequently in families where there is also inherited deafness and not rarely in the same persons. The somatic changes, which form the basis of this inherited deafness, are not clearly known, but it is probable that they consist in a degeneration of the nervus acusticus, corresponding to the degeneration of the nervus opticus in Retinitis pigmentosa, that is to say, it is only a matter

of a different localisation of the same diseased process. To some extent it is unnecessary to assume, that the deafness genetically connected with Retinitis pigmentosa depends on a specific basal factor, but it may be maintained that it is a special form which just through its genetic relation differs from other forms of inherited deafness. What is known so far regarding the inheritance of deafness or deaf-mutism is not based, and owing to the great diagnostic difficulties cannot be based, on sufficiently detailed knowledge of the causes in the individual cases. Many of the apparently inherited cases of inborn deafness rest obviously on diseased changes of such a nature, that they can by no means be regarded as inherited in a biological sense, unless we suppose every metabolic anomaly to be grounded in heredity. The tendency ruling at present to explain many phenomena of this kind as the effects of hormones unfortunately prejudices the rational treatment of the problems, but it has this much importance that it underlines the necessity of keeping the true, biological inheritance as distinct as is at all possible from other causal factors. There is every reason to believe, that the functions of the ductless glands play a very important role indeed as complicating moment, but so long as we know so little about the matter, it is best to consider the inheritance itself as the principal thing and seek for the explanation of the genetic phenomena there, especially as we must assume, that the single ductless glands and their functions are also subject to the general laws of heredity.

It has long been recognised, that Retinitis pigmentosa occurs so frequently along with inherited deafness that there must be some genetic connection, but greater interest lies in the fact, that it frequently occurs in children of blood relations. This is not surprising however to the modern view of the whole problem of consanguinity, since it is a natural consequence of the disease being polyhybrid. Whether the single factors behind it are recessive or dominant, there is a greater probability of their meeting in endogamous than in exogamous unions, and that the consanguinity in itself should be able to produce or even favour the development of such a disease, is unlikely according to the present-day conception of inheritance. The disease is very rare and develops practically pure; without doubt it is related to a number of other inherited eye diseases, into which however there is no need to enter here.

The great majority of the diseases occurring side by side in these families so weighted by inheritance, are however the mental defects in

many different forms and degrees. This is for example the case in the Swedish Lister family, made famous by LUNDBORG's (1913) excellent investigations, where along with 195 cases of such psychical taints only 13 cases of myoklonus-epilepsy occur, 6(8?) cases of other epilepsy, 7(9?) cases of paralysis agitans and some few cases of various other serious nervous diseases. Since moreover a great part of the numerous cases of moral and social defects in the family may be referred without doubt to the large group of psychical taints, it is clear that this is what characterises the family, and that, for example, the accessory special factor, which conditions the myoklonus-epilepsy, will scarcely show itself unless it occurs along with the supposed common factor. In any case, so far as known, there are no other families in which the disease appears to be inherited without some other central or peripheral nervous diseases also occurring with it.

Comparing in this way what we know of the manner in which Dementia præcox and the diseases related to it are inherited, we come to the view, that the disease depends on at least two cooperating factors, one of which is a dominant common factor, another a recessive special factor. On an average, therefore, the disease should occur in $\frac{5}{16}$ ths of the children in the different families; but since it actually occurs in a considerably smaller proportion, it must depend either on more than these two factors, or on causes of another kind which are operative alongside the biogenetic; further than this we cannot go for the moment. That such endogenous or exogenous factors are of considerable importance, there cannot be any doubt, and by continued rational study of the causal conditions of the single cases we shall also presumably be able to determine what weight should be ascribed to them. Even now it may be said, that the study of the inherited conditions not only throws a new light on the mode of origin of Dementia præcox, but also on its relation to the other, very serious and widespread group of mental diseases known under the name of *manio-depressive psychosis*. This disease also occurs in many different forms, which differ quantitatively in greater degree than Dementia præcox and are thus much more difficult to deal with, especially as the lighter and the simplest degrees are only exceptionally recognised as true diseases. There is no doubt that there is a genetic connection between these diseases. They do not occur so often, that it might be a chance happening when they appear so frequently in the same families, as is the case, and this not only in the same families but in near relations. It is not unusual, that the one of two in a family suffers from Dementia præcox

and the other from manio-depressive psychosis or from Paranoia, which to mention a famous example, was the case with the two Bavarian kings, Ludvig II and Otto I (STROHMAYER, 1910). If we examine now how such an alternating inheritance can be explained, on the assumption, that both these diseases depend on a common factor and an accessory special factor, it will be seen that the relation between them is just the same as the relation between Dementia præcox and Retinitis pigmentosa, only with this difference that the special factor, which conditions the manio-depressive psychosis, must be considered to be recessive, like that which conditions Dementia præcox. Denoting the common, dominant factor as *A*, the specific recessive factor of Dementia præcox as *B* and the specific and likewise recessive factor of manio-depressive psychosis as *C*, the genetic formula for a definite case of Dementia præcox may be taken as, for example, *AaBBCc* and for a definite case of manio-depressive psychosis, for example, as *AaBbCC*. Two sound parents with latent tendencies can thus have children with both these diseases in the combination:

$$AaBbCc \times AaBbCc = AaBBCc + AaBbCC + \dots$$

Parents, in the case where the one is sound and the other has Dementia præcox, may have children with not only this disease but also with manio-depressive psychosis and conversely, where one is sound and the other has manio-depressive psychosis such parents may have children with this disease or Dementia præcox, and lastly, where both parents have either Dementia præcox or manio-depressive psychosis their children may have the opposite disease, but since the connection in this case will always be homozygotic with respect to the one of them, the result will be a mixed form. Such would also occur in the other combinations though less easily, and the important thing is, that every case of direct or indirect, collateral or alternating inheritance can be explained without difficulty on the assumption, that all these diseases are polyhybrid and united by a common factor. The assumption of this common factor is necessary, however, for the explanation not only of the genetic connection between the diseases, but especially also of the manner in which they occur, sometimes undoubtedly hereditary in the family, sometimes apparently quite isolated.

Dementia præcox and manio-depressive psychosis form together one main group of mental diseases, which from the principal cause may be regarded and designated as biogenetic in contrast especially to Dementia paralytica, which is of syphilitic origin, and to a few other mental diseases of less importance. To this principal group belong,

further, a number of likewise heritable forms of *Paranoïa*, which occur along with the two others and which may be considered to depend on similar special factors in combination with the same common factor. As an extremely fine example, among many others, I may note a case of typical Dementia præcox in a man of sound parents, but the father had a sister with paranoia and the mother a sister with manio-depressive psychosis, in addition to some more remote relatives with the one of the other of these diseases or with lighter mental defects. Excluding the last and using *D* to indicate the specific factor for Paranoïa, the genetic formula here may have been:

$$AaBbccDd \times AaBbCcdd = AaBBccdd + \dots$$

There is no reason however to deal specially with this disease; its relations in every way are the same as the manio-depressive psychosis and Dementia præcox. None of these occur in such a manner as to suggest more complicated conditions of heredity. None of them is specially connected with the one or the other sex, and there is nothing to indicate that the factors conditioning them attract or repel each other, and the same is the case with the other diseases mentioned above and related to Dementia præcox. On the other hand, in these families we find a number of heritable defects or deformities of a special kind, the causes of which are as yet but little known, but which in any case are only in part inherited according to the Mendelian laws. Such are the *stigmata hereditatis* often mentioned in the older teaching; they were supposed to be specially frequent in the so-called degenerated families and were thus taken as a sign of degeneration, but they do not stand in any obvious, genetic relation to the heritable mental defects. Nor has it been determined that these diseases really occur more frequently in families with heritable mental disease than in others, and in any case they are so diverse in their nature that they must of necessity have a different origin. There can be no question here of entering into a detailed discussion of this extensive subject, but it may just be noted as an example, that in the family mentioned above (p. 118) with two cases of Dementia præcox in cousins and nine cases of chronic alcoholism in the antecedents one boy was an imbecile with cleft palate and a sister lacked the fingers of the one hand. As this sister is now dead, nothing further is known regarding this defect but it probably took its origin in one of the, not rare, intrauterine amputations arising from some chord-formation in the amnion. The cleft palate of the brother may have come from several causes, but it is in any case not excluded that it may have been

a consequence of amniotic irregularities and thus it is probable that both of these widely different anomalies have been the expression of the same diseased condition of the amnion (RISCHBIETH, 1910). It is the latter, therefore, and not the more casual consequences of it, that is heritable and this is probable the reason why such anomalies, as is well-known, are inherited in quite an irregular manner. Cases of this kind are very common but not rarely much more puzzling. Even if the explanation indicated for this definite case is the correct one, it can by no means be applied generally.

LITERATURE CITED.

1. LUNDBORG, HERMAN. 1913. Medizinisch-Biologische Familienforschungen. Jena.
 2. RISCHBIETH, H. 1910. Hare-Lip and Cleft Palate. Treasury of Human Inheritance. Part IV. London.
 3. RÜDIN, E. 1916. Studien über Vererbung und Entstehung geistiger Störungen. I. Berlin.
 4. STROHMAYER, W. 1910. Die Ahnentafel der König Ludwig II. und Otto I von Bayern. Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie.
 5. THACKERAY, W. M. 1860. The four Georges. London.
-



GREGOR MENDEL
1822 22/VII 1922

ÜBER EINEN FALL VON CRISS-CROSS- VERERBUNG BEI EINER ARTKREUZUNG

VON HARRY FEDERLEY
HELSINGFORS, FINLAND

(With a summary in English)

ALS der Verfasser im Jahre 1911 die Erfolge seiner mehrjährigen Kreuzungsversuche mit einigen *Pygaera*-Arten veröffentlichte, war es nicht möglich auf Grund der damals vorliegenden rein experimentellen Resultate einen klaren Einblick in die verwickelten Vererbungsvorgänge zu erhalten. Vieles schien zwar für eine alternative oder mendelsche Vererbung zu sprechen, es war jedoch nicht möglich den exakten Beweis für eine stattgefundene Spaltung zu bringen. Die F_1 -Individuen waren nämlich in hohem Grade steril, so dass nur ein einziges F_2 -Individuum erhalten wurde, und auch die Rückkreuzungen der primären Bastarde, d. h. der F_1 -Individuen, mit den Eltern-Arten ergaben keine individuenreichen Zuchten. Dennoch waren die Raupen in mehreren Zuchten so zahlreich, dass sie ein Urteil über die Vererbung erlaubten. Sie überraschten vor allem durch ihre grosse Gleichförmigkeit. Und bei Beobachtung einzelner Merkmale konnten meistens keine eindeutigen Zeichen einer Spaltung konstatiert werden, im Gegenteil war die Uniformität auffallend, und man war deshalb eher geneigt in dem vorliegenden Fall einen konstant-intermediären Vererbungstypus zu erblicken.

In einer zwei Jahre später (1913) publizierten Arbeit über das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Bastarde gelang es Licht auf die zunächst so rätselhaften Verhältnisse bei der Vererbung zu werfen. Die fehlende Affinität zwischen den im Bastard zusammengebrachten artfremden Chromosomen verhinderte die regelrechte Paarung dieser, wie sie bei reinen Arten vorkommt. Infolgedessen konnte auch nicht eine Trennung der Chromosomen mit darauf folgender Spaltung der Erbfaktoren statthaben. Die selbständig gebliebenen Chromosomen der beiden Arten teilten sich sodann bei den Reifeteilungen äquationell, und es entstanden auf diese Weise lauter unreine Gameten, die alle unter einander ähnlich waren und sämtliche Erbfaktoren beider Eltern nebeneinander enthielten.

Durch die zytologische Komplettierung der experimentellen Resultate wurde also eine befriedigende Erklärung der konstant-intermediären Vererbungsweise erhalten. Aber auch die Fälle, in denen mehr oder weniger deutliche Zeichen einer Spaltung vorhanden waren, konnten im Lichte der Chromosomenverhältnisse erklärt werden. Es erwies sich nämlich, dass nicht nur die Chromosomen verschiedener Bastarde, sondern auch diejenigen verschiedener Individuen derselben Kreuzung sich in bezug auf die Paarung ungleich verhielten. Während die Mehrzahl der Chromosomen sich selbständig, also ungepaart, in die Reifungsspindel einstellte, gingen einige vorher die Paarung ein und wurden demzufolge bei der Reduktionsteilung wieder von einander getrennt, wobei natürlich gleichzeitig die in diesen Chromosomen gelegenen Gene der Spaltung unterlagen.

Trotzdem die gewonnenen Kenntnisse von den Chromosomenverhältnissen bei der Bastardspermatogenese zur Klärung der eigenartigen Vererbung der untersuchten Spezieszhybriden beitrugen, blieben dennoch manche Fragen unbeantwortet. Vor allem schien es sehr wünschenswert auch die Oogenese der Bastarde zu untersuchen um festzustellen, ob die artfremden Chromosomen sich hier ebenso wie in der Spermatogenese verhalten. Mehrere Sommer ist Verfasser bemüht gewesen das für eine solche Untersuchung nötige Material anzuschaffen, leider ist es ihm bis jetzt nicht gelungen. Im Sommer 1913 glückten zwar die Bastardierungen, und ein für zytologische Untersuchungen bestimmtes Material wurde fixiert; es erwies sich jedoch leider als nicht in jeder Beziehung zweckmässig und ausserdem als ganz unzureichend. Nach Ausbruch des Weltkrieges, der auch die wissenschaftlichen Verbindungen zwischen den Kulturländern unterbrach, war ich auf meine eigene Sammeltätigkeit angewiesen, die mir zwar die drei gesuchten Arten in die Hände brachte, jedoch nie gleichzeitig, so dass die beabsichtigten Kreuzungen hätten ausgeführt werden können. Selbstverständlich tat ich alles um die Arten in Zucht zu halten; es gelang mir jedoch nicht. Die *Pygaera*-Arten scheinen nämlich, ganz im Gegensatz zu anderen Lepidopteren, Inzucht nicht zu vertragen und gehen nach wenigen Generationen entweder vollständig zu Grunde oder ergeben nur schwächliche Tiere mit ganz verkümmertem Geschlechtstrieb. Infolge dieser Schwierigkeiten kam ich nie in die Lage die Hybridisationsversuche fortsetzen zu können um das nötige Material für die zytologischen Untersuchungen anzuschaffen.

Da die Aussichten, das *Pygaera*-Material vervollständigen zu können, augenblicklich äusserst gering sind, und ausserdem andere

Fragen meine Zeit in Anspruch nehmen, habe ich mich entschlossen einige der aufgeworfenen Probleme dennoch zu diskutieren, trotzdem ich keine endgültige Lösung derselben bringen kann. Zu meinem Beschluss haben beigetragen, erstens, dass ich über einige von mir gemachte komplettierende Beobachtungen verfüge, die nicht bedeutungslos sind, und zweitens, dass andere Forscher Erfolge erzielt haben, die die Probleme auf diesem Gebiete in hohem Grade geklärt haben. Ich nenne hier nur die Namen BRIDGES und SEILER.

In diesem Aufsatz möchte ich den schon von STANDFUSS (1898) entdeckten und von mir (1911) eingehend studierten Fall von dem, was ich seiner Zeit den Geschlechtsdimorphismus von der Raupe des Bastards *Pygaera anachoreta* ♀ × *P. curtula* ♂ nannte, behandeln. Er scheint mir das Interesse der Genetiker beanspruchen zu können.

Zunächst eine Beschreibung des Falles.

Während die Raupen der beiden Elternarten, von *P. anachoreta* sowie von *P. curtula*, in beiden Geschlechtern einander so ähnlich sind, dass die Entscheidung, ob ein Raupenindividuum männlichen oder weiblichen Geschlechts ist, vollständig unmöglich wird, so unterscheiden sich die männlichen und weiblichen Raupen des Bastards zwischen den genannten Arten, — wenn *anachoreta* die Mutterart ist, — schon nach der ersten Häutung so deutlich voneinander, dass man nie daran zu zweifeln braucht, welchem Geschlecht ein Raupenindividuum angehört. Die Unterschiede beziehen sich nicht nur auf Form, Färbung und Zeichnung sondern auch auf die Lebensweise. Ich möchte es vermeiden hier eine weitläufige Beschreibung aller Einzelheiten zu bringen und verweise deshalb auf meine erwähnte Arbeit (1911) sowie auf die Figuren 1 und 2, welche die Raupen der Elternarten wiedergeben, und die Figuren 3 und 4, welche die Bastardraupen darstellen, Fig. 3 die weibliche, Fig. 4 die männliche Raupe sowie die Photographieen der Fig. 9. Schon der erste Blick überzeugt uns davon, dass die männlichen Bastardraupen in ihren Hauptzügen der mütterlichen Elternart *anachoreta* ähnlich sind, wogegen die weiblichen der Vaterart *curtula* gleichen. Hierbei müssen wir selbstverständlich von den Einzelheiten absehen, wie z. B. vom weissen Fleck der *anachoreta*-Raupe, — dessen Vererbungsweise übrigens ihr eigenes Kapitel verdienen würde, — von der Farbe der Warzen auf dem Höcker u. s. w. Im Grossen und Ganzen ist die Behauptung richtig, dass unter den Bastardraupen die Töchter der Vaterart, die Söhne der Mutterart ähneln.

Als ich im Jahre 1910 das Manuskript über meine Vererbungs-

studien an der Gattung *Pygaera* abschloss, waren nur ganz wenige Fälle geschlechtsabhängiger Vererbung bekannt. Die verwickelten Kreuzungsergebnisse zwischen *Abraxas grossulariata* und ihrer Form *lacticolor* waren zwar von DONCASTER und RAYNOR diskutiert worden, befanden sich jedoch von ihrer definitiven Erklärung noch weit entfernt. Der von BATESON (1908) auf Grund dieser Kreuzungsversuche gezogene Schluss, das wilde *grossulariata*-Weibchen sei ein Bastard

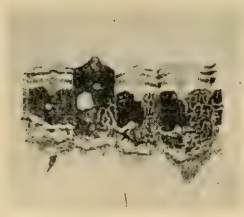


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

Fig. 1. *Pygaera anachoreta*-Raupe. Fig. 2. *P. curtula*-Raupe. Fig. 3. ♀-Raupe, Fig. 4. ♂-Raupe des Bastards *anachoreta* ♀ × *curtula* ♂. Nur das letzte Thoraxsegment und die drei ersten Abdominalsegmente der erwachsenen Raupe sind vergrößert abgebildet. Vgl. auch Fig. 9.

zwischen *grossulariata* und *lacticolor*, das wilde Männchen dagegen ein reines *grossulariata*-Individuum, mutete mich damals in seiner eigenartigen Formulierung so befremdend an, dass ich es nicht wagte meinen Fall bei den *Pygaera*-Raupe mit dem bei den *Abraxas*-Faltern zu parallellisieren. Aber schon bald darauf, als die von PEARL und SURFACE (1910) ausgeführten Versuche über die Vererbung der Sperberzeichnung bei den Hühnern veröffentlicht wurden und BAUR in der ersten Auflage seiner »Einführung« (1911) die Experimente

HAGEDOORNS mit den Gold- und Silber-Hühnern der Assendelverrasse mitteilte, erwachte bei mir der Verdacht, dass mein *Pygaera*-Fall dennoch ein Analogon sein könnte.

Um in der Frage, ob hier tatsächlich ein Fall von Criss-Cross-Vererbung bei einem Artbastard vorlag, Klarheit zu gewinnen, war es selbstverständlich in erster Linie notwendig eine genügende Anzahl Individuen der reziproken Kreuzung kennen zu lernen. Leider ist die Paarung zwischen einem *anachoreta* ♂ und einem *curtula* ♀ sehr schwer zu erhalten, — trotzdem die umgekehrte Verbindung ohne Schwierigkeiten erzielt wird, — und von den abgelegten Eiern sterben fast alle ohne Raupen zu ergeben. Es gelang mir aber im Spätherbst 1911 eine ziemlich individuenreiche Zucht zu ziehen, und in dieser konnte ich sicher feststellen, dass bei der Kreuzung *curtula* ♀ × *anachoreta* ♂ alle Raupen unter einander gleich sind und wie die männlichen Raupen der Kreuzung *anachoreta* ♀ × *curtula* ♂ aussehen. Das Resultat war also das erwartete, und befestigte meine Vermutung, dass ich es mit dem ersten bis jetzt — 1911 — entdeckten Fall von Übers-Kreuz-Vererbung bei einem Speziesbastard zu tun hatte. Es galt also nun erstens die experimentelle Analyse, wenn möglich, weiter zu führen, und zweitens die auf experimentellem Wege gewonnenen Resultate mit zytologischen Untersuchungen zu komplettieren.

Ehe ich über meine eigenen Untersuchungen berichte, scheint es mir angebracht die grossen Fortschritte der zweiten Decade unseres Jahrhunderts auf dem Gebiete der Vererbung der geschlechtsabhängigen Faktoren kurz zu erörtern. Was Mendelismus und Zytologie hier Hand in Hand geleistet haben, gehört zu den schönsten Kapiteln der modernen Genetik.

Man kann wohl mit vollem Rechte behaupten, dass die MORGANsche Schule durch ihre *Drosophila*-Forschungen in erster Linie dazu beigetragen hat unsere Vorstellungen von der geschlechtsabhängigen Vererbung klarer zu gestalten. Durch die Lokalisation der geschlechtsabhängigen Gene in dem X-Chromosom erhielt die von den Mendelisten durch ihre Versuche postulierte Koppelung dieser Gene mit den Geschlechtsfaktoren einen natürlichen leicht fassbaren morphologischen Ausdruck. Ebenso wurde die durch die mendelistischen Experimente geforderte Homozygotie des weiblichen und die Heterozygotie des männlichen Geschlechts durch die Entdeckung der doppelten X-Chromosomen beim Weibchen und des einfachen X-Chromosoms beim Männchen aufs glänzendste bestätigt. Die verwickelten

und anfangs so verwirrenden Vorgänge bei der Criss-Cross-Vererbung hatten gleichzeitig eine ebenso einfache wie befriedigende Erklärung erhalten. Ich verweise auf die aus MORGAN (1915) entnommenen schematischen Figuren 5 und 6, die besser als jede weitschweifige Beschreibung die Verhältnisse wiedergeben.

Dieser sogenannte *Drosophila*-Typus der geschlechtsabhängigen

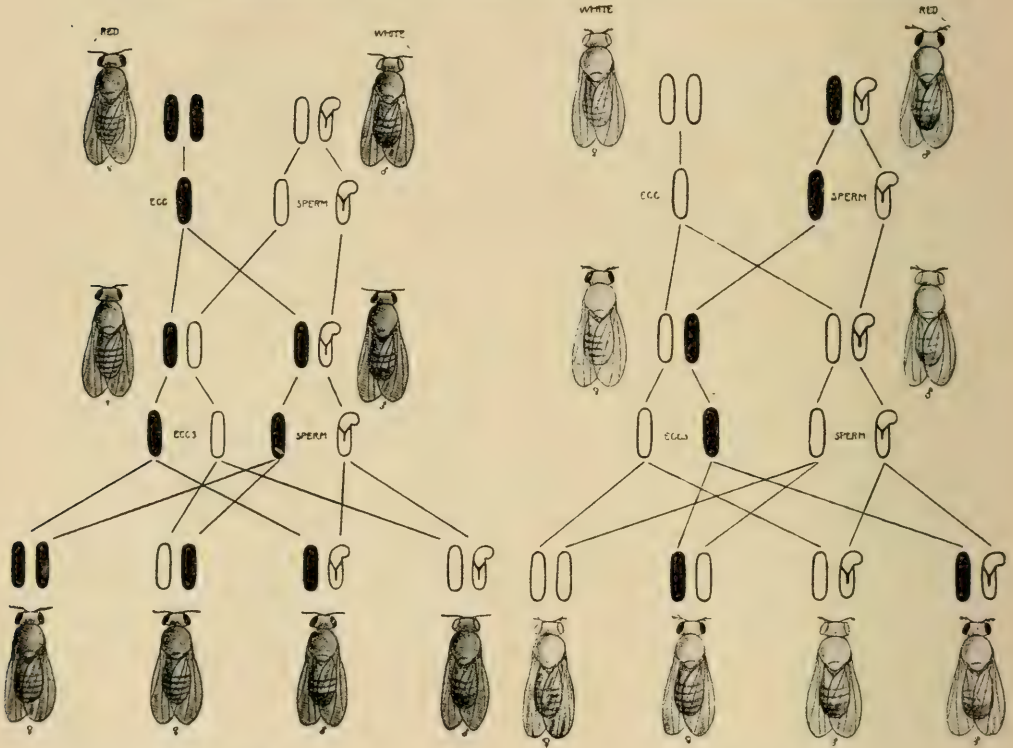


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 5. Rotäugiges ♀ von *Drosophila melanogaster* mit weissäugigen ♂ gekreuzt. Das Gen für rote Augenfarbe im X-Chromosom durch schwarz, für weisse Augenfarbe durch weiss bezeichnet. Fig. 6. Weissäugiges ♀ mit rotäugigem ♂ gekreuzt. Criss-Cross-Vererbung (*Drosophila*-Typus). Nach MORGAN, etc. (1915).

Vererbung kommt nicht nur bei Insekten, sondern auch bei den Säugern und unter diesen auch bei dem Menschen vor. Charakteristisch für diese Gruppen ist, dass das männliche Geschlecht das heterogametische, das weibliche das homogametische ist.

Einen anderen Typus, den sogenannten *Abraxas*-Typus, treffen wir bei den Vögeln und Lepidopteren. Er unterscheidet sich von dem vorigen dadurch, dass nach den experimentellen Untersuchungsergebnissen

taten zu urteilen das weibliche Geschlecht heterozygotisch, das männliche dagegen homozygotisch ist. Eine Folge hiervon ist selbstredend, dass sich die Koppelungsverhältnisse anders gestalten. Ein Vergleich der Fig. 5 und 6 mit den Fig. 7 und 8 gibt hierüber am besten Bescheid.

Die zytologischen Belege für die Richtigkeit der mendelistischen Interpretationen waren in dem *Abraxas*-Falle nicht so leicht zu erbringen wie in dem vorigen. Die zu erwartende Heterogametie bei den Weibchen während der Oogenese tatsächlich zytomorphologisch

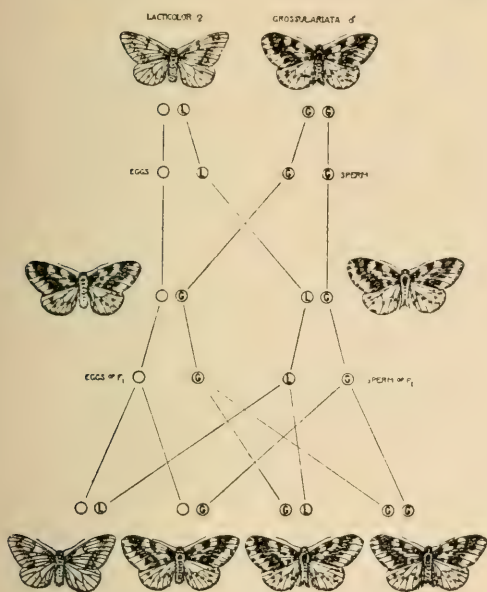


Fig. 7.

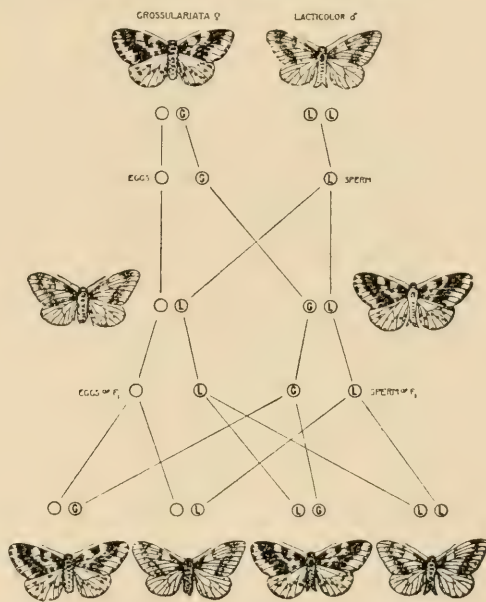


Fig. 8.

Fig. 7. *Abraxas grossulariata* var. *lacticolor* ♀ × *Abr. grossulariata* ♂. Das X-Chromosom mit dem Gen G = *grossulariata* oder L = *lacticolor*. Das Y-Chromosom des Weibchens leer. Fig. 8. *Abraxas grossulariata* ♀ × *Abr. gross.* var. *lacticolor* ♂. Criss-Cross-Vererbung (*Abraxas*-Typus). Nach MORGAN, etc. (1915).

festzustellen ist nämlich eine weit schwierigere Aufgabe als die entsprechenden Verhältnisse bei der Spermatogenese zu konstatieren. Die Vögel bieten in dieser Beziehung fast unüberwindliche Schwierigkeiten, und die von GUYER am Haushuhn ausgeführten Untersuchungen, welche die Homogametie des männlichen Geschlechts beweisen wollen, können wohl kaum als vollständig befriedigend bezeichnet werden. Eine Untersuchung der Oogenese der Vögel gehört sicher zu den undankbarsten Aufgaben, die ein Zytologe sich überhaupt vorlegen

kann. Es wird wohl kaum je gelingen den Chromosomenzyklus in dieser Klasse lückenlos klarzulegen.

Weit dankbarer sind in dieser Hinsicht die Lepidopteren, obgleich die Erforschung ihrer Oogenese auch mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist. Sehr schöne Resultate auf diesem Gebiete verdanken wir SEILER. Nach einer eingehenden Untersuchung (1914) gelang es ihm bei einer Arctiiden-Art *Phragmatobia fuliginosa* die Heterogametrie beim Weibchen einwandfrei festzuschlagen. Ausserdem hat er (1917, 1921) endgültige Beweise dafür gebracht, dass die Eier der Psychiden von zwei verschiedenen Typen sind, solche die ein einfaches X-Chromosom besitzen und solche, denen ein X-Chromosom fehlt. Dagegen sind die Spermatozoen alle untereinander gleich und führen alle ein X-Chromosom. Die Psychiden gehören also zu dem *Protenor*- oder *XO*-Typus; bei *Phragmatobia* liegt dagegen am ehesten ein *Lygaeus*- oder ein *XY*-Typus vor. Schliesslich fanden SEILER und HANIEL (1921), dass bei *Lymantria monacha* der Unterschied zwischen den Chromosomenverhältnissen bei den Geschlechtern darin besteht, dass das grösste Chromosom beim Männchen immer einheitlich ist, beim Weibchen dagegen in einer bestimmten Phase der Oogenese in vier Teilstücke zerfällt. Wieder bei anderen Arten war es trotz sorgfältiger Untersuchungen nicht möglich irgend einen morphologischen Unterschied im Verhalten der Chromosomen bei den Geschlechtern zu entdecken, was selbstverständlich nicht hindert, dass durchgreifende physiologische Differenzen vorliegen. Gerade bei *Abraxas*, nach welcher Gattung der ganze Typus seinen Namen trägt, glückte es DONCASTER (1914) nicht einen sicheren Unterschied zu entdecken.

Wir können uns also auf SEILERS gewissenhafte Untersuchungen, die durch idealisch schöne photographische Aufnahmen verifiziert werden, verlassen, und sehen es als bewiesen an, dass die Lepidopteren durch Heterogametrie im weiblichen Geschlecht ausgezeichnet sind. Für die Richtigkeit der SEILERSchen Auffassung habe ich bei meinen Untersuchungen anderer Arten mehrere Indizienbeweise gefunden, einen ganzen Chromosomenzyklus bei einer Art habe ich jedoch bis jetzt noch nicht klarlegen können.

Ich komme jetzt zu dem Fall bei den *Pygaera*-Kreuzungen.

Versuch 1: anachoreta ♀ × *curtula* ♂.

Diese Kreuzung zeigt immer die charakteristische Criss-Cross-Vererbung. Vgl. Fig. 9. In 20 verschiedenen z. T. recht individuenreichen Zuchten habe ich stets die eigenartige Spaltung feststellen

können. Nur in einem einzigen Fall ist es vorgekommen, dass eine *anachoreta*-ähnliche Bastardraupe ein Weibchen ergeben hat. Auf diesen Ausnahmefall komme ich später zurück.

Wir verzichten darauf den Vorgang bei dieser Kreuzung in mendelistische Formeln zu kleiden, da die später zu besprechenden Rückkreuzungen nicht in der Presence-Absence-Formulierung wiedergegeben werden können. Die MORGANSche Bezeichnungsweise bewährt sich hier als die zweckmässigere.

Es wird also angenommen, dass das Männchen zwei X-Chromosomen besitzt, das Weibchen dagegen ein X- und ein Y-Chromosom. Diese brauchen zwar in morphologischer Hinsicht keine Unterschiede

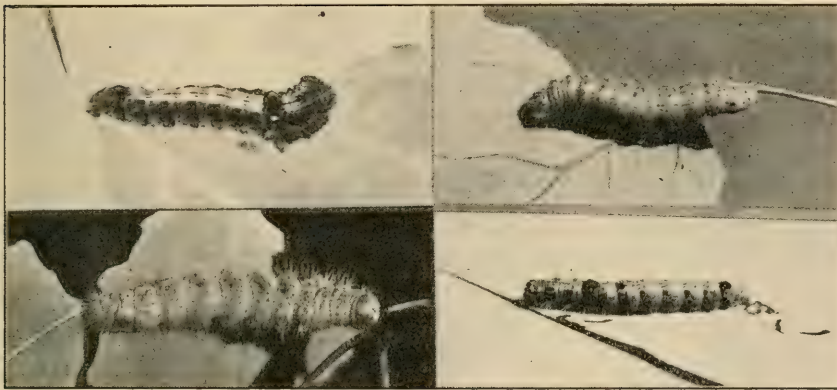
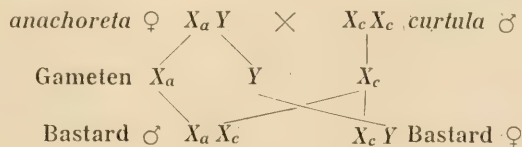


Fig. 9. Photographische Aufnahmen von fast erwachsenen Raupen in natürlicher Grösse. Oben links *anachoreta*, rechts *curtula*. Unten Bastardraupe, links ♀, rechts ♂.

aufzuweisen. Weiter setzen wir voraus, dass das Gen oder Komplex von Genen, die die *anachoreta*-Raupenmerkmale, — die dunkle, blauschwarze Pigmentierung, — hervorrufen, im X-Chromosom lokalisiert sind. Ein am X angehängtes kleines *a* möge dies markieren. Das X-Chromosom bei *curtula* wird mit X_c bezeichnet. Da das Y-Chromosom in unserem speziellen Falle keine besonderen Gene zu enthalten scheint, braucht es kein spezielles Zeichen.

Die Kreuzung würde also folgendermassen erfolgen:

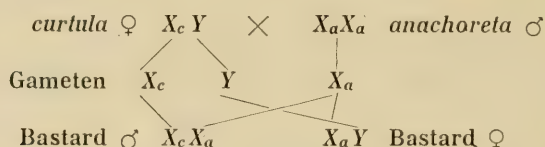


Alle männlichen Bastardraupen erhalten also ein X_a und ein X_c , da a über c zu dominieren scheint, sind diese Raupen *anachoreta*-ähnlich. Die weiblichen Raupen erhalten dagegen ihr einziges X -Chromosom vom Vater und gleichen deshalb *curtula*.

Versuch 2: *curtula* ♀ × *anachoreta* ♂.

Diese Kreuzung ergab in der Regel nur ganz vereinzelte Männchen. Nur einmal ist es mir, wie gesagt, gelungen eine so individuenreiche Zucht zu erhalten, dass sie ein Urteil über die Vererbungsweise der Raupenmerkmale erlaubt hätte. In dieser Zucht waren alle Raupen ohne Ausnahme *anachoreta*-ähnlich und ergaben sowohl Männchen als Weibchen.

Den Vorgang bei der Vererbung können wir uns also folgendermassen vorstellen:



Wie aus dem Schema ersichtlich ist, müssen alle Raupen *anachoreta*-ähnlich werden, denn sie erhalten in beiden Geschlechtern vom *anachoreta*-Männchen ein X_a -Chromosom.

Für die weitere Analyse wäre es selbstredend sehr wünschenswert die Bastarde untereinander zu paaren um die F_2 -Generation kennen zu lernen. Ganz besonders interessant wäre die Nachkommenschaft der Bastarde im Versuch 1, denn nach der mendelistischen Auffassung, die zwar, wie wir sehen werden, nicht richtig ist, hätten wir hier alle die vier möglichen Typen zu erwarten, nämlich sowohl *anachoreta*-ähnliche Männchen und Weibchen als *curtula*-ähnliche Männchen und Weibchen. Leider wird es aus verschiedenen Gründen wohl kaum möglich sein die F_2 -Generation zu ziehen. Erstens ist die Entwicklungsgeschwindigkeit der beiden Geschlechter so verschieden, dass eine Paarung der F_1 -Individuen derselben Zucht vollständig ausgeschlossen ist, und zweitens scheinen die Weibchen fast steril zu sein. Wenn die Männchen schon das Imagostadium erreicht haben, befinden sich die Weibchen noch in dem Raupenstadium und haben noch eine oder paar Häutungen zu vollziehen. Ein Zurückhalten der Männchen ist nicht möglich, dazu ist der Unterschied in der Entwicklungsdauer der beiden Geschlechter ein viel zu grosser. Eine andere Möglichkeit diese Schwierigkeit zu überwinden ist jedoch vorhanden. Da von den Weibchenpuppen ein Teil überwintert, wäre es möglich auf

künstlichem Wege die Puppenruhe zu verlängern und auf solche Weise eine Kopula mit Männchen einer neuen Bastardgeneration zu erzielen. Aber die Aussichten hierdurch das Ziel zu erreichen sind dennoch sehr gering, denn das zweite Hindernis, die Sterilität, ist weit ernsterer Natur. Diejenigen Kreuzungsversuche, die ich zwischen Bastardweibchen und Männchen der beiden Elternarten ausgeführt habe, waren sehr wenig ermunternd. Nur in einer einzigen Zucht zeigten ganz vereinzelt Eier Zeichen einer beginnenden Entwicklung, starben jedoch sehr bald. In vielen seziierten Weibchen waren die Ovarien sehr kümmerlich entwickelt und die abgelegten Eier oft mehr oder weniger missgestaltet.

So blieb nichts anderes übrig als die Bastardmännchen mit den beiden Elternarten zu kreuzen. Aber auch bei diesen Rückkreuzungen hat der Experimentator mit grossen Schwierigkeiten zu kämpfen. Die Bastardmännchen sind nämlich auch, wie erwähnt, mehr oder weniger steril. Zwar ist die Sterilität eine sehr verschiedene, so dass einige Individuen fast vollständig steril sind, während andere nur eine wenig herabgesetzte Fruchtbarkeit aufweisen. Welche Faktoren für den Grad der Fertilität bestimmend sind, habe ich nicht ergründen können. Dass sie wenigstens teilweise genotypischer Natur sind ist wohl unzweifelhaft.

Wie erwähnt, geschieht die Keimzellenbildung nicht normal. Die artfremden Chromosomen konjugieren nicht oder nur ganz vereinzelt mit einander, und die Folge hiervon sind grössere oder geringere Anomalien bei der Bildung der Samenzellen. In der Regel enthalten die Spermatozoen des Bastards eine fast vollständige Chromosomen-garnitur der beiden Elternarten. Dass unter solchen Verhältnissen die Vererbung nicht nach den mendelschen Regeln geschehen kann, ist ohne weiteres klar. Nachdem ich die rein experimentellen Resultate meiner *Pygaera*-Studien veröffentlicht hatte, und vordem meine zytologischen Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse bei der Gametogenese veröffentlicht wurden, hat STURTEVANT (1912) nur auf Grund meiner experimentellen Resultate und unter Voraussetzung, dass eine regelrechte Mendelspaltung stattfände, die verschiedenen Kreuzungsergebnisse in bezug auf die Vererbung der Raupenmerkmale analysiert. Dass STURTEVANT'S Analyse nach dem Klarlegen der Chromosomenverhältnisse nicht stichhaltig ist, liegt auf der Hand.

Meine Rückkreuzungen beschränken sich auf solche zwischen den Bastardmännchen des Versuchs 1 und den Weibchen der Elternarten.

Versuch 3: *anachoreta* ♀ × (*anachoreta* ♀ × *curtula* ♂) ♂.

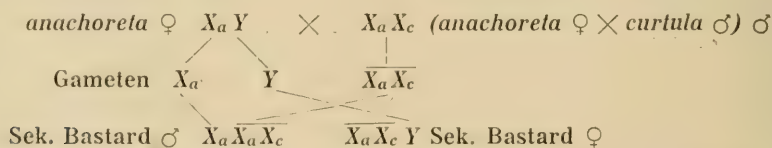
Von dieser Kreuzung habe ich eine sehr grosse Anzahl erzielt und zum Teil auch recht individuenreiche Zuchten erhalten. Wie schon hervorgehoben wurde, macht die Nachkommenschaft dieser Verbindung im Grossen und Ganzen einen sehr uniformen Eindruck. Was besonders die uns interessierenden Raupenmerkmale betrifft, so kommt bei diesen keine Spaltung zum Vorschein, sondern die Raupen sind einander in beiden Geschlechtern ganz ähnlich. Wenn man von dem weissen Fleck auf dem Segment 4 und der Farbe der Warzen auf den Erhöhungen der Segmente 4 und 11 absieht, welche Andeutungen einer mendelschen Vererbungsweise aufweisen, so kann man behaupten, dass die Raupen in ihren Hauptzügen denjenigen des Bastardvaters gleichen (Fig. 10).



Fig. 10. *Pygaera anachoreta* ♀ × (*anachoreta* ♀ × *curtula* ♂) ♂. Das letzte Thoracal- und die drei ersten Abdominalsegmente der erwachsenen Raupe vergrössert. Vgl. Fig. 1 und 3.

Die Ähnlichkeit zwischen den Raupen der Versuche 1 und 3 sowie die Uniformität der Raupen des späteren Versuches wirken zunächst überraschend. Dennoch sind die Resultate nicht so erstaunlich, wenn wir bedenken, dass jedes Spermatozoon des Bastards des Versuches 1 in der Regel ein fast vollständiges Sortiment von sowohl *anachoreta*- als *curtula*-Chromosomen besitzt.

Wir müssen uns also die Vererbung als laut folgender Formel geschehend vorstellen:



Die sekundären Bastarde ($P_1 \times F_1$) sind also triploide Formen, was ich auch beim Männchen zytologisch feststellen konnte. Von der Mutter erhalten sie eine haploide *anachoreta*-Chromosomengarnitur und vom Vater gleichfalls einen haploiden Bestand von *anachoreta*-Chromosomen, aber ausserdem noch ein haploides Sortiment *curtula*-Chromosomen. Jedes Individuum besitzt also eine diploide Garnitur *anachoreta*-Chromosomen und eine haploide Garnitur *curtula*-Chromosomen. Obgleich es nicht exakt festgestellt werden kann, ist es wohl

dennoch anzunehmen, dass die X-Chromosomen sich nicht anders als die übrigen Chromosomen verhalten und auch nicht konjugieren, und dass demzufolge beide Geschlechter vom Vater zwei X-Chromosomen erhalten ein X_a und ein X_c . Da ein X_a genügt um in der Gegenwart von ein X_c die *anachoreta*-Merkmale hervorzurufen, so ist es uns verständlich, dass alle Raupen *anachoreta*-ähnlich sind, denn das Weibchen enthält ein X_a , das Männchen sogar zwei. Gerade dieser Umstand, dass das Weibchen zwei X-Chromosomen erhält, ist geeignet gewisse Bedenklichkeiten zu erwecken, die hier etwas eingehender erörtert werden sollen.

Bei dem *Drosophila*-Typus, der ja im weiblichen Geschlecht homogametisch, im männlichen dagegen heterogametisch ist, hat man das Y-Chromosom als eine Quantité négligeable betrachtet, weil man in ihm keine Gene hat entdecken können. Folgerichtig hat man also dem X-Chromosom allein die Rolle des Geschlechtsbestimmers zuerteilt und zwar auf solche Weise, dass 2 X den weiblichen, 1 X dagegen den männlichen Typus hervorrufen. Ein Ausnahmeweibchen vom Chromosomentypus XXY, wie es BRIDGES (1916) und andere, wie SAFIR, erhielten, ist demnach ein Weibchen, das habituell vom XX-Weibchen nicht zu unterscheiden ist. Das Y-Chromosom scheint also tatsächlich in diesem Falle keine Wirkung auf das Soma auszuüben.

Da nun bei den Lepidopteren die Chromosomenverhältnisse der beiden Geschlechter die entgegengesetzten sind, und zwar so, dass das männliche Geschlecht zwei, das weibliche nur ein X-Chromosom mit einem Y-Chromosom oder ohne ein solches (Psychiden) besitzt, so wäre es wohl zu erwarten, dass, ex analogia mit den Verhältnissen bei den Drosophilen, alle Individuen mit zwei X-Chromosomen männlich determiniert wären. Nach dieser Auffassung wäre das Weibchen von der Formel XXY im Versuch 3 ein Männchen. Hierfür spricht ausserdem noch der Umstand, dass das Y-Chromosom auch hier keine Gene zu enthalten scheint, jedenfalls nicht solche, die auf die uns interessierenden Raupenmerkmale einwirkten, denn in dem Fall wäre ja überhaupt keine Criss-Cross-Vererbung möglich. Aber wenn auch das Y-Chromosom keine geschlechtsabhängigen Gene enthält, so ist damit durchaus nicht gesagt, dass es auf die Bestimmung des Geschlechts keinen Einfluss ausübte. Im Gegenteil scheint es mir sehr gut denkbar, dass es für den Metabolismus von grosser Bedeutung sein kann. Dass es auch für gewisse sekundäre Geschlechtsmerkmale nicht bedeutungslos ist, sondern vermutlich die Gene dieser Merkmale besitzt, beweisen einige Versuche von SCHMIDT. Er untersuchte die

Vererbung eines sekundären männlichen Geschlechtsmerkmals und konnte dabei feststellen, dass dieses nur bei den Männchen vorkommt und nur durch Männchen vererbt werden kann, dass es dagegen nie beim Weibchen zur Entwicklung kommen und auch nicht durch die Weibchen auf die Männchen übertragen werden kann. Hieraus zieht SCHMIDT mit vollem Rechte den Schluss, dass die Gene in einem Chromosom lokalisiert sein müssen, das nur beim Männchen vorkommt und nie in einem weiblichem Soma gefunden wird, also in einem Chromosom, das dem Y-Chromosom bei *Drosophila* entspricht.

Dass die Verhältnisse bei der Geschlechtsbestimmung nicht so einfach sind, wie man sich diese anfangs vorgestellt hat, und dass die Geschlechtschromosomen nicht allein die determinierenden sind, beweisen die neuesten Untersuchungen von BRIDGES (1922). Aus diesen geht klar hervor, dass es nicht nur das doppelte oder das einfache X-Chromosom ist, welches über das Geschlecht des künftigen Individuum entscheidet, was nach den Untersuchungen von SEILER (1917) zu erwarten war. Dem Verhalten zwischen den eigentlichen Geschlechtschromosomen oder Allosomen und den übrigen Chromosomen oder Autosomen ist die endgültige Entscheidung vorbehalten. Zwei X-Chromosomen in einer diploiden Autosomengarnitur üben eine andere Wirkung auf die geschlechtliche Differenzierung aus als dieselben X-Chromosomen in einer triploiden Garnitur. Und wenn wieder ein Autosom fehlt, so wird selbstredend das Gleichgewicht zwischen Allo- und Autosomen auch gestört, und diese Störung kommt gleichfalls im Soma des Individuums zum Vorschein. So entstehen durch Störungen des Gleichgewichts zwischen den Auto- und Allosomen nicht nur *intersexuelle*, sondern auch *supersexuelle* Individuen. Ich kann hier nicht auf die hochinteressanten Ausführungen von BRIDGES näher eingehen, ich habe nur hervorheben wollen, dass die Verhältnisse nicht so schematisch einfach liegen, wie man bis jetzt allgemein angenommen hat.

Was nun unser Weibchen X_aX_cY im Versuche 3 betrifft, so haben wir es ja hier, wie gesagt, mit einer triploiden Form zu tun, was nicht ohne Bedeutung ist. Die Wirkung der zwei X-Chromosomen ist hier voraussichtlich eine andere als in einem diploiden Organismus. Dass unter solchen Verhältnissen ein Weibchen entsteht, trotzdem zwei X-Chromosomen vorhanden sind, ist also weniger erstaunlich. Nebenbei verdient vielleicht betont zu werden, dass die normalen Geschlechtsverhältnisse bei diesem sekundären Bastard zuweilen gestört sein können, indem vereinzelt intersexuelle Individuen

auftreten. Es scheint durchaus nicht unwahrscheinlich, dass die Intersexualität mit dem gestörten Gleichgewicht zwischen Auto- und Allosomen im Zusammenhang steht. Zytologische Belege für die Richtigkeit dieser Vermutung kann ich mittlerweile nicht beibringen. Da jedoch die Störungen nur bei den Weibchen beobachtet wurden, die Männchen dagegen normal waren, muss ich dies als eine gute Stütze meiner Vermutung betrachten. Denn die *drei X-Chromosomen des triploiden Männchens* verhalten sich zu den Autosomen ganz wie die *zwei X-Chromosomen des gewöhnlichen diploiden Männchens*, haben also keine Störungen in dem Verhältnisse der Allosomen zu den Autosomen verursacht. Dies ist aber nicht der Fall mit dem triploiden Weibchen, wo dasselbe Verhältnis zwischen Auto- und Allosomen wie in dem diploiden Individuum gar nicht realisierbar ist, denn hier wären ein halbes X- und ein halbes Y-Chromosom nötig, um das Gleichgewicht wieder herzustellen.

Versuch 4: *curtula* ♀ × (*anachoreta* ♀ × *curtula* ♂) ♂.

Von dieser Rückkreuzung besitze ich schliesslich noch einige Männchen. Weibchen habe ich leider nie erhalten. Die vereinzelt Individuen, die in meinen wenigen Zuchten ausschlüpfen, waren alle Männchen.

Die Formel, nach welcher diese Kreuzung geschieht, wäre die folgende:

$$\begin{array}{rcccl}
 \text{curtula } \text{♀} & X_c Y & \times & X_a X_c & (\text{anachoreta } \text{♀} \times \text{curtula } \text{♂}) \text{ ♂} \\
 \text{Gameten} & \begin{array}{cc} X_c & Y \end{array} & & \begin{array}{c} X_a X_c \\ \hline X_a X_c \end{array} & \\
 \text{Sek. Bastard } \text{♂} & \begin{array}{cc} X_c X_a X_c & X_a X_c Y \end{array} & & \text{Sek. Bastard } \text{♀} &
 \end{array}$$

Wie aus den Formeln ersichtlich ist, bietet dieser Versuch im Vergleich mit dem Vorigen wenig neues von Interesse. Die Weibchen beider Kreuzungen sind ganz identisch. Dagegen unterscheiden sich die Männchen dadurch, dass sie in dem Versuch 3 zwei X-Chromosomen von *anachoreta* und nur eins von *curtula* erhalten, wogegen die Verhältnisse im Versuch 4 die umgekehrten sind, die Männchen also zweimal X_c und nur einmal X_a besitzen. Die Kraft gewisser *anachoreta*-Gene scheint jedoch genügend stark zu sein um auch in der Gegenwart von doppelten *curtula*-Genen die *anachoreta*-Merkmale sowohl bei den Raupen als den Imagines zum Durchbruch zu bringen. Tatsächlich sind die $X_c X_a X_c$ -Raupe kaum heller pigmentiert als diejenigen der Versuche 1—3. Also zeigen alle drei Typen von Männchen $X_a X_c$, $X_a X_a X_c$ und $X_c X_a X_c$ deutliche *anachoreta*-Merkmale, der dritte

Typus nur unbedeutend weniger ausgesprochen als der zweite und der erste.

Es scheint mir, als ob wir mit Hilfe der Kenntnisse, die wir von den Chromosomenverhältnissen bei der Bildung der Keimzellen der Lepidopteren im allgemeinen und derjenigen der Gattung *Pygaera* im speziellen besitzen, die zunächst so befremdend wirkenden experimentellen Resultate bei der Vererbung der geschlechtsabhängigen Raupenmerkmale befriedigend erklärt hätten. Zwar muss zugestanden werden, dass in der Beweisführung noch Lücken vorkommen, von denen ich den Mangel eines exakten Nachweises von der tatsächlichen Existenz von Geschlechtschromosomen bei den *Pygaera*-Arten als die grösste bezeichnen möchte. Wie ich schon hervorhob, habe ich mir viel Mühe gegeben diese Lücke auszufüllen, jedoch leider ohne das

gewünschte Resultat zu erreichen. Sicher habe ich nur feststellen können, dass die Äquatorialplatten sowohl der primären Spermatozyten als Oozyten 30 Chromosomen besitzen, von denen keines weder in bezug auf Grösse noch Form von den übrigen erheblich abweicht. Vergleiche die Figur 11. Ausnahmsweise kann man in den Spermatozyten 31 Chromosomen zählen. Ob diese abweichende Zahl tatsächlich durch »Non-disjunction» von einem Chromosomenpaar zustande gekommen ist, wie SEILER (1921) annimmt, habe ich nicht zu ermitteln versucht, da, wie wir später sehen werden, diese Frage für die von uns erörterten Fälle von keinem Interesse ist. Da ausserdem die meisten Platten mit 31 Chromosomen in Spermatozyten erster Ordnung gefunden wurden, kann es sich wenigstens in diesen nicht um ein Resultat von »Non-disjunction» handeln, sondern die anomale Zahl muss anderswie entstanden sein. Die nicht allzu zahlreichen Oozyten zweiter Ordnung, die ich studiert habe, sind leider alle in bezug auf die Chromosomenverhältnisse so unklar gewesen, dass es nicht möglich war die Chromosomenzahl exakt festzustellen, geschweige denn irgendwelche abweichende Chromosomen zu entdecken, die als Allosomen hätten gestempelt werden können.

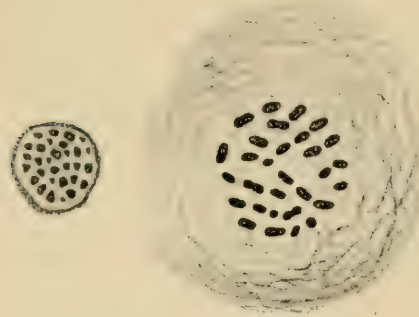


Fig. 11. Äquatorialplatten der ersten Spermatozyten- und Oozytenteilung bei *P. anachoreta* mit 30 Chromosomen.

Auch bei *curtula* habe ich die Oogenese studiert, aber auch hier

mit demselben traurigen Resultat. Die Äquatorialplatten der primären Spermato- und Oozyten enthalten auch hier dieselbe Chromosomenzahl, und zwar 29. Beim Auseinanderweichen der Chromosomen in der ersten Reifungsteilung verhalten sich alle Chromosomen gleich. Weder nachhinkende noch vorausseilende konnten bei den drei untersuchten *Pygaera*-Arten entdeckt werden.

Wie gesagt, werde ich mein Bestes tun um die verwickelten und schwierigen Verhältnisse bei den Vererbungsvorgängen in der Gattung *Pygaera* zu ergründen und hierbei meine Aufmerksamkeit ganz besonders der Oogenese und den Allosomen eignen.

Ehe ich schliesse möchte ich noch einige Worte dem im Versuch 1 erwähnten Ausnahmeweibchen widmen. Dieses Weibchen schlüpfte gleichzeitig mit den Männchen aus, als die übrigen Weibchen derselben Zucht nur halberwachsene Raupen waren. Aber nicht nur in bezug auf Lebensweise und Entwicklungsdauer, sondern in jeder Beziehung war es den Männchen vollständig ähnlich. Als Raupe hatte es einen ganz männlichen Typus und erreichte bei weitem nicht die Grösse der gewöhnlichen Weibchen-Raupen.

Dieses Weibchen wurde mit einem Geschwistermännchen gepaart. Es legte sofort nach der Kopulation, die völlig normal verlief, zahlreiche Eier ab, und ich hegte schon die Hoffnung eine F_2 -Generation zu erhalten. Leider zeigte kein einziges Ei das geringste Zeichen einer Entwicklung. So opferte ich, in der Hoffnung die experimentelle Analyse weiterführen zu können, dieses Weibchen ohne es für zytologische Untersuchungen zu verwenden, die vielleicht dennoch das Rätsel von dem Ausnahmeweibchen gelöst hätten.

Selbstverständlich bringt das Ausnahmeweibchen die Gedanken sofort auf die von BRIDGES (1916) untersuchten Fälle von »Non-disjunction«. Wären diese Untersuchungen beim Ausschlüpfen dieses Tieres, 1910, schon erschienen, so hätte ich es wohl eher für zytologische Zwecke geopfert und auf eine F_2 -Generation verzichtet. Leider ist es mir seitdem nicht gelungen noch ein solches Ausnahmeweibchen zu erhalten.

Wie haben wir uns nun die Entstehung des Ausnahmeweibchens zu denken? Es scheint mir, dass die Untersuchungen von BRIDGES uns gewisse Anhaltspunkte geben. Wie bekannt erhielt BRIDGES in Zuchten, die normal eine typische Criss-Cross-Vererbung aufwiesen, dann und wann Weibchen, die ihrer Mutter, nicht ihrem Vater ähnlich waren. BRIDGES vermutete, dass diese Ausnahmeweibchen ihre Ähnlichkeit mit

der Mutter einer Anomalie bei der Oogenese zu verdanken hatten, und es gelang ihm, wie später anderen (SAFIR), zytologisch nachzuweisen, dass die Vermutung begründet war. Anstatt bei der Reifungsteilung ein X-Chromosom auszustossen und eins im Ei zurückzubehalten, behalten vereinzelte Eier beide X-Chromosomen, d. h. diese trennen sich nicht bei der Reduktionsteilung. Hiervon der Name Non-disjunction. Die Ausnahmeweibchen sind deshalb von der Formel XXX oder XXY. Der erste Typus scheint nur in seltenen Fällen lebensfähig zu sein.

Nach der Veröffentlichung der Arbeit von BRIDGES haben die Genetiker nach ähnlichen Fällen gesucht und sowohl GOLDSCHMIDT (1921) als SEILER (1921) haben solche bei Lepidopteren entdeckt. Beide nehmen an, dass die »Non-disjunction« ebenso wie bei *Drosophila* in dem homogametischen Geschlecht stattfindet, also bei den Lepidopteren im männlichen. SEILER hat sogar zytologische Belege für seine Fälle gebracht. In unserem Fall ist eine solche Unregelmässigkeit im männlichen Geschlecht als Ursache ausgeschlossen, denn das Ausnahmeweibchen entstand in einer Kreuzung *anachoreta* ♀ × *curtula* ♂, und es war matroclin. Der *curtula*-Vater hat selbstverständlich keine *anachoreta*-Gene zu vererben. Von der Mutter erhält das normale Weibchen wiederum nur ein Y-Chromosom, und dieses besitzt ja, wie die regelrechten Bastardweibchen beweisen, keine geschlechtsabhängigen *anachoreta*-Gene. Es bleibt also keine andere Erklärung übrig, als dass das Ausnahmeweibchen ein X-Chromosom von der *anachoreta*-Mutter bekommen hat und dies ist selbstverständlich nur bei einer »Non-disjunction« möglich, denn ein Y-Chromosom muss auch dabei gewesen sein, sonst wäre kein Weibchen entstanden, sondern ein Männchen. Wir stellen uns also vor, dass das Ei sowohl X_a als Y enthielt, und dass das Ausnahmeweibchen demnach von der Formel X_aX_cY war. Hier stossen wir aber auf eine Schwierigkeit und eine grössere als bei den Weibchen des Versuches 3. Nach der üblichen Auffassung müsste ein Tier mit zwei X-Chromosomen ein Männchen sein. In dem soeben erörterten Fall des Versuches 3 hatten wir in der Triploidie eine befriedigende Erklärung. Dass das Ausnahmeweibchen auch triploid gewesen wäre, ist wohl nicht wahrscheinlich, obwohl nicht ganz ausgeschlossen. Wenn man Testes von Lepidopteren sorgfältig durchmustert, so findet man zuweilen einzelne Spermatozyten mit der diploiden Chromosomenzahl. Die Samenzelle, die sich aus einer solchen Spermatozyte entwickelt, ergibt natürlich mit einem normalen Ei einen triploiden Organismus. Ein Ei mit der diploiden Chromosomenzahl habe ich dagegen noch nie beobachtet.

Eine Triploidie in unserem Falle würde also eine Verdoppelung der *curtula*-Chromosomen und gleichzeitig eine Verdoppelung des X_c -Chromosoms bedeuten. Das Ausnahmeweibchen hätte also vom Vater X_cX_c , und von der Mutter X_aY erhalten: seine Formel wäre demnach $X_aX_cX_cY$, also anstatt 2 X -Chromosomen deren drei. Mit dieser Erklärung ist uns durchaus nicht geholfen. Wir müssen uns mit der Annahme begnügen, dass das Y -Chromosom die Eigenschaft besitzt auch in der Gegenwart von zwei X -Chromosomen die weiblichen Charaktere hervorzurufen.

Zum Schluss noch einige Worte über die Rolle des Zytoplasmas im Ei bei der Entwicklung. STURTEVANT (1920) hat bei seinen Kreuzungen zwischen *Drosophila simulans* und *Dr. melanogaster* einwandfrei feststellen können, dass das Zytoplasma für die Entwicklung und Lebensfähigkeit der Bastardembryonen von allergrösster Bedeutung ist. Ein Bastard von derselben genotypischen Konstitution entwickelt sich gut in dem Deutoplasma der einen Art, aber nicht in demjenigen der anderen. Es ist also offenbar, dass das Deutoplasma in jenem Falle ein günstiges Milieu darbietet, in diesem dagegen direkt schädlich, sogar tödlich wirkt.

Das Deutoplasma im *curtula*- und im *anachoreta*-Ei ist sehr verschieden. Jenes ist smaragdgrün, dieses dagegen von grauer Farbe mit lilafarbenem Anfluge oder fleischfarbig. Das Amnion, das allem Anschein nach, von der Beschaffenheit des Deutoplasmas sehr abhängig ist, zeigt auch bei unseren beiden Arten sowohl in bezug auf Färbung als Zeichnung grosse Verschiedenheiten. Bei *curtula* trägt es auf grünem Grund einen braunen Fleck, der das Zentrum des Eies einnimmt. Das *anachoreta*-Ei hat dagegen ein weissliches Amnion mit einer purpurfarbenen Umrandung und drei längliche lilafarbene Fleckchen, die am einen Ende zusammenfliessen.

Es ist ja natürlich, dass die reziproken Bastarde zwischen diesen Arten in den ersten embryonalen Stadien ihrer Entwicklung von dem verschiedenartigen Deutoplasma der Eier beeinflusst werden. Das Amnion des Bastards im *curtula*-Ei hat ein ganz anderes Aussehen als dasjenige des reziproken Bastards im *anachoreta*-Ei, aber es unterscheidet sich auch sowohl in Färbung als Zeichnung von dem Amnion der reinen Arten. Es kann also nicht geleugnet werden, dass das Zytoplasma auf die Entwicklung einen gewissen Einfluss ausübt. Dieser fällt jedoch ganz und gar innerhalb der embryonalen Periode der Entwicklung: im postembryonalen Leben kann nichts mehr von

diesem Einfluss gespürt werden. In unserem Falle wäre ich geneigt das Zytoplasma als das Milieu zu betrachten, in dem die Entwicklung der Chromosomen mit ihren Genen stattfindet. Für die Vererbung ist das Zytoplasma hier ohne Bedeutung. Inwiefern das Zytoplasma während seiner Bildung unter der Oogenese dagegen umgekehrt von den Chromosomen beeinflusst wird, ist eine andere Frage, die ich hier nicht diskutieren kann.

SUMMARY.

The reciprocal bastards between the Linnean species *Pygaera curtula* and *P. anachoreta* show some interesting genetical points with regard to the coloration of the larvae. The dark pigment of the *anachoreta*-larva (Fig. 1) is dominant to the light pigment of *curtula* (Fig. 2). All larvae from the cross *curt.* ♀ × *anach.* ♂ resemble *anachoreta* on the whole. In the reciprocal bastard *anach.* ♀ × *curt.* ♂, however, all ♂-larvae resemble the mother *anachoreta* (Fig. 3) while the ♀-larvae all resemble the father *curtula* (Fig. 4, cp. also Fig. 9). A typical case of criss-cross-inheritance in species crossing is thus seen to be at hand.

It is not possible to raise any F_2 -generation of the latter cross as the development of the F_1 -male runs faster than that of the F_1 -female. Furthermore, the eggs of the latter do not seem to be vital. It is impossible, indeed, to carry out an analysis in the Mendelian sense as the normal course of the spermatogenesis shows great disturbances.

The foreign chromosomes introduced in the bastard do not conjugate but place themselves all side by side in the maturation-spindle and divide equationally not reductionally. Segregation fails and the spermatozoa contain a complete set of *anachoreta*- and *curtula*-chromosomes.

The results of the reciprocal and the F_1 ♂ × P_1 ♀ crosses might be understood if the assumptions are made (1) that the X-chromosomes show the same behaviour as the autosomes (2) that the larval pigment genes of *anachoreta* are localized in the X-chromosomes, (3) and that the *Pygaera*-species are homogametic (XX) in the male sex and heterogametic (XY) in the female sex in conformity to all other investigated cases in *Lepidoptera*.

The F_1 -♂ from the cross *anach.* ♀ × *curt.* ♂ crossed with an *anachoreta* ♀ or a *curtula* ♀ gives in both cases only larvae which

resemble *anachoreta* for they receive from the ♂-bastard one *curt.*-X-chromosome, X_c , as well as one *anach.*-X-chromosome, X_a . Thus the dominance of the latter one gives the *anachoreta*-resemblance. The males are triploid and presumably contain also three X-chromosomes. The relation between allo- and autosomes in these individuals are then the same as in the normal diploid type. The females are also triploid, but these contain the allosomes XXY which makes the relation between allo- and autosomes different from the one typical of the diploid female. Intersexual individuals are also found among these although poorly developed as a rule. The conclusion lies close at hand that the Y-chromosome contains certain factors which influence the differentiation of sex and develop specific female characteristics in spite of the presence of two X-chromosomes which ought to ♂-mark the individuals. The Y-chromosome naturally does not contain any larval pigment genes. No criss-cross inheritance would be possible if it did contain such genes.

A ♀-larva resembling *anachoreta* was once found in a large progeny from the cross *anach.* ♀ \times *curt.* ♂. The moth of this larva was crossed with a male from the same hatch but no eggs were developed. The strange female must have arisen through non-disjunction in an egg of the heterogametic mother. It must have received the Y-chromosome from the mother; its development into a female would otherwise have been impossible. The X_a -chromosome must also have been obtained from the *anach.*-mother; the *anach.*-resemblance would not otherwise have been attained.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BATESON, W. 1908. The methods and scope of genetics, an inaugural lecture delivered 28 Oct. 1908. Cambridge.
2. BAUR, ERWIN. 1911. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 1. Aufl. Berlin.
3. BRIDGES, CALVIN B. 1916. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. *Genetics* 1, p. 1—52, 107—163.
4. — 1922. The origin of variations in sexual and sex-limited characters. *Amer. Naturalist* 56, p. 51—63.
5. DONCASTER, L. 1914. On the relations between chromosomes, sex-limited transmission and sex-determination in *Abraxas grossulariata*. *Journal of Genetics* 4, p. 1—21, pl. 1—2.
6. DONCASTER, L. and RAYNOR, G. H. 1906. Breeding experiments with Lepidoptera. *Proc. Zoolog. Soc. London*.

7. FEDERLEY, H. 1911. Vererbungsstudien an der Lepidopterengattung *Pygaera*. Archiv Rassen- und Gesellschafts-Biol. Bd. 8, p. 281—338, Taf. 1—2.
8. — 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. ind. Abst. Vererb.-lehre. Bd. 9, p. 1—110, Taf. 1—4.
9. GOLDSCHMIDT, RICHARD. 1921. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen III. Der Melanismus der Nonne, *Lymantria monacha* L. Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 25, p. 89—168, Taf. 6—8.
10. GUYER, M. F. 1916. Studies on the chromosomes of the common fowl as seen in testes and in embryos. Biol. Bull. 31, p. 221—269. Pl. 1—7.
11. MORGAN, STURTEVANT, MULLER, BRIDGES. 1915. The mechanism of mendelian heredity. London.
12. PEARL, RAYMOND and SURFACE, FRANK M. 1910. Studies on hybrid Poultry. Annual Report of the Maine Agricultural Experiment Station for 1910, p. 84—116.
13. — 1910. On the Inheritance of the Barred Color Pattern in Poultry. Arch. für Entw.-mechanik der Organismen 30, p. 45—61, Taf. 2—3.
14. SAFIR, S. R. 1920. Genetic and cytological examination of the phenomena of primary non-disjunction in *Drosophila melanogaster*. Genetics 5, p. 459—487.
15. SCHMIDT, JOHS. 1920. Racial investigations, IV. The genetic behaviour of a secondary sexual character. Comptes-rendus des travaux de laboratoire de Carlsberg 14, No 8, 12 p. 5 pl.
16. SEILER, J. 1914. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Archiv für Zellforschung 13, p. 159—269, Taf. 5—7.
17. — 1917. Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. Zeitschr. ind. Abst.- und Vererb.-lehre 18, p. 81—92, Taf. 1.
18. — 1921. Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. II. Die Chromosomenzyklen von *Fumea casta* und *Talaeporia tubulosa*. Non-Disjunction der Geschlechtschromosomen. Archiv Zellf. 16, p. 19—46, Taf. 3.
19. — 1922. Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. III. Chromosomenkoppelungen bei *Solenobia pineti* Z. Eine zytologische Basis für die Faktorenaustausch-Hypothese. Ibid. p. 171—216, Taf. 12.
20. SEILER J. und HANIEL, C. B. 1921. Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von *Lymantria monacha* L. Zeitschr. ind. Abst.- und Vererbungslehre 27, p. 81—103, Taf. 2.
21. STANDFUSS, M. 1898. Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. Zürich.
22. STURTEVANT, A. H. 1912. FEDERLEY'S breeding experiments with the moth *Pygaera*. Amer. Naturalist 46, p. 565—568.
23. — 1920. Genetic studies on *Drosophila simulans*. I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. Genetics 5, p. 488—500.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER EINE IN DIREKTEM SONNENLICHTE NICHT LEBENSFÄHIGE SIPPE VON AVENA SATIVA

VON Å. ÅKERMAN

SVALÖF

(With a summary in English)

EINLEITUNG.

ALS ich im Jahre 1920 die gewöhnlichen Notizen über das Aufgehen der Haferversuche im Frühling machte, beobachtete ich in mehreren der F_2 -Parzellen vereinzelte Pflanzen, die durch ihre gelbgrüne Farbe von den normalen grünen abwichen. Die fraglichen Pflanzen, die ich während der nächsten Tage genau beobachtete, verloren allmählich ihre grüne Farbe und gingen nach etwa 14 Tagen ein.

Mein erster Gedanke war, dass die Pflanzen von irgend einer Pilzkrankheit oder einem tierischen Schädiger angegriffen worden waren. Schaden dieser Art konnte aber nicht konstatiert werden, und da ich ausserdem feststellen konnte, dass die chlorophylldefekten Pflanzen nur in gewissen Kreuzungen vorkamen, die auf dem Versuchsfelde zwischen anderen Kreuzungen wuchsen, lag es ja näher, zu vermuten, dass es sich um eine Art erblicher Chlorophyllvariation handelte, eine Annahme, die sich später auch als richtig erwiesen hat.

Die gelbgrünen, nicht lebensfähigen Pflanzen traten nämlich nur in den F_2 -Parzellen von Kreuzungen zwischen *Novahafer* — eine von dem dänischen Pflanzenzüchter H. VESTERGAARD (1921, S. 10) auf der Versuchsstation Abed gezüchtete neue Weisshafersorte von Probsteiertypus — und Schwarzhafersorten des in Mittelschweden gebauten Typus (*Glockenhafer II* und *III*, *Grossmogulhafer* und *Fyrishafer*)¹ auf. In Kreuzungen zwischen anderen Sorten des Probsteiertypus (Siegeshafer, Kronenhafer, Goldregenhafer und anderen) und den erwähnten Schwarzhafersorten sowie zwischen Novahafer und diesen Probsteiersorten traten dagegen chlorophylldefekte Pflanzen dieser Art nicht auf.

Da buntblättrige Sippen beim Hafer sehr selten aufzutreten schei-

¹ Hinsichtlich der Abstammung und wichtigerer Eigenschaften dieser Sorten vergleiche NILSSON-EHLE 1906, S. 63—71 und 1916, S. 218—231 und ÅKERMAN 1918, S. 26—55.

nen¹ und bis jetzt nicht näher genetisch untersucht worden sind, beschloss ich, die betreffende Chlorophyllsippe zum Gegenstand genetischer Untersuchungen zu machen. Später habe ich auch angefangen, physiologische Untersuchungen damit auszuführen. Die wichtigeren Resultate der bis jetzt ausgeführten Untersuchungen werden hier veröffentlicht. Ich möchte aber hervorheben, dass ich die Untersuchungen hiermit nicht abgeschlossen habe, sondern hoffe, sie in verschiedener Hinsicht fortsetzen zu können.

Die hier vorgelegten Untersuchungen sind im Institute des schwedischen Saatzuchtvereins in Svalöf ausgeführt, und ich möchte deshalb hier dem Chef des Instituts, Herrn Professor HJALMAR NILSSON für die Freundlichkeit danken, mit der er mir alle Möglichkeiten des Instituts zur Verfügung gestellt hat, sowie für das Interesse, mit welchem er diesen Untersuchungen folgte.

KURZE BESCHREIBUNG DER CHLOROPHYLLDEFEKTEN PFLANZEN.

Ehe ich über die Resultate der genetischen Untersuchungen berichte, möchte ich hier zuerst die betreffende Chlorophyllsippe, die ich f. *lutescens* genannt habe (vergl. S. 173), kurz beschreiben.

Die jungen Keimlinge dieser Sippe sind, wenn sie aus der Erde hervorkommen, nicht von den normalen grünen zu unterscheiden, und auch das erste Blatt ist, wenn es aus der Coleoptile kommt, deutlich grün gefärbt. Während die Blätter normaler Pflanzen allmählich dunkler grün werden, fangen diejenigen der *lutescens*-Sippe bald an zu vergilben und werden allmählich blasser und blasser. Das Verschwinden des Chlorophylls fängt gewöhnlich an der Spitze an und schreitet von da nach unten fort. Manchmal können aber auch gelbliche Streifen und Flecken in den übrigen Teilen der grünen Blattfläche auftreten. Am längsten bleibt jedoch die grüne Farbe in den unteren Teilen des Blattes erhalten, und oft sterben die Pflanzen ab, ehe das Chlorophyll hier vollständig verschwunden ist. Wenn die Pflanzen eingehen, sind sie an den Blattspitzen oft ganz weiss; die gelben Farbstoffe der Chromatophoren verschwinden also auch wenigstens zum Teil, ehe die Pflanzen absterben. In einem anderen Zusammenhang werde ich über diese Veränderungen des Chlorophyllgehalts näher berichten.

Die Zerstörung der Blattfarbstoffe erfolgt ziemlich schnell, und zwei

¹ Vergleiche NILSSON-EHLE 1913, S. 299.

Wochen nach dem Aufgehen der Keimlinge sind die *lutescens*-Pflanzen, wenigstens im Frühling und im Sommer, wenn sie dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt sind, weiss und gehen ein (vergl. Fig. 1).

Es liegt ja nahe, anzunehmen, dass die chlorophylldefekten Pflanzen wegen Mangels an Kohlenhydraten unterliegen. Doch bin ich nicht ganz sicher, dass dies wirklich der Fall ist, denn sie sterben, wie ich oben schon hervorgehoben habe, oft ab, ehe das Chlorophyll vollständig verschwunden ist. Wahrscheinlich ist das Vergilben mit anderen Veränderungen in den Zellen verbunden, die das Eingehen verursachen.

Eine mikroskopische Untersuchung gelber und grüner Blätter ergab, dass die Chloroplasten der gelben gelblich grün bis rein gelb sind. Ausserdem schienen

sie bei den gelben Blättern etwas kleiner als bei den grünen zu sein, und möglicherweise ist die Anzahl von Chloroplasten in den Zellen gelber Blätter auch etwas kleiner als bei den grünen, eine Sache, die ich doch nicht sicher feststellen konnte.

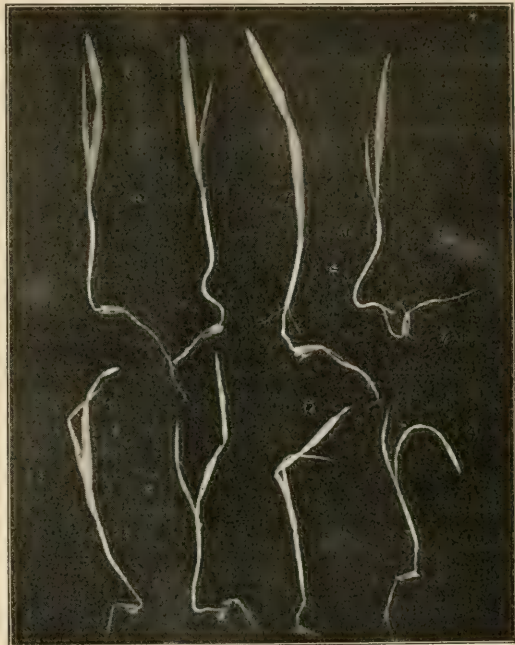


Photo. Hj. Nilsson.

Fig. 1. *a* normal grüne und *b* vergilbte Haferpflanzen 10 Tage nach dem Aufgehen.

DIE VERERBUNG DER LUTESCENS-SIPPE.

Wie ich oben schon erwähnt habe, kamen die *lutescens*-Pflanzen, die im Jahre 1920 angetroffen wurden, nur in Kreuzungen zwischen der neuen dänischen Sorte Novahafer und Schwarzhafersorten des mittelschwedischen Typus in geringem Prozent vor. Sowohl der Novahafer als auch diese Schwarzhafersorten, die in mehreren Parzellen zwischen den Kreuzungen ausgesät wurden, waren normal grün, und dasselbe war auch der Fall mit einigen F_1 -Pflanzen aus Kreuzungen

TABELLE 1. In F_2 erhaltene Spaltungszahlen.

Kreuzung	Feld- nummer	Indiv.	Gefunden		Verhältnis- zahlen pro 64		m_k	D/m_k	
			Normal- grün	Vergilb.	Normal- grün	Vergilb.			
Novahafer \times Glockenhafer II...	20—903	2	505	491	14	62,23	1,77	$\pm 0,353$	2,18
» \times »		4	278	276	2	63,54	0,46	$\pm 0,476$	1,13
» \times »		5	273	269	4	63,06	0,94	$\pm 0,480$	0,13
Summe			1056	1036	20	62,79	1,21	$\pm 0,244$	0,86
Novahafer \times Glockenhafer III	20—904	1	118	118	0	64,00	0,00	$\pm 0,731$	1,37
» \times »		2	178	175	3	62,92	1,08	$\pm 0,595$	0,13
» \times »		7	632	629	3	63,70	0,30	$\pm 0,316$	2,21
» \times »		8	413	407	6	63,07	0,93	$\pm 0,391$	0,18
» \times »		11	244	240	4	62,95	1,05	$\pm 0,508$	0,10
» \times »		12	109	106	3	62,24	1,76	$\pm 0,760$	1,00
» \times »		13	214	212	2	63,40	0,60	$\pm 0,543$	0,74
» \times »		14	257	253	4	63,00	1,00	$\pm 0,495$	0,00
» \times »		15	135	133	2	63,05	0,95	$\pm 0,683$	0,07
» \times »		16	201	200	1	63,68	0,32	$\pm 0,560$	1,22
» \times »	21—214		151	150	1	63,58	0,42	$\pm 0,646$	0,90
» \times »		215	94	92	2	62,64	1,36	$\pm 0,819$	0,44
» \times »		216	81	79	2	62,42	1,58	$\pm 0,882$	0,66
» \times »		219	28	28	0	64,00	0,00	$\pm 1,500$	0,67
» \times »		220	91	88	3	61,89	2,11	$\pm 0,832$	1,33
Summe			2946	2910	36	63,22	0,78	$\pm 0,146$	1,50
Novahafer \times Fyrishafer.....	20—914	1	130	128	2	63,02	0,98	$\pm 0,696$	0,03
Fyrishafer \times Novahafer.....		4	98	97	1	63,35	0,65	$\pm 0,802$	0,44
» \times »		5	85	82	3	61,74	2,26	$\pm 0,861$	1,46
Summe			313	307	6	62,77	1,23	$\pm 0,449$	0,51
Novahafer \times Grossmogulhafer	20—912	1	33	33	0	64,00	0,00	$\pm 1,382$	0,72
» \times »		2	70	70	0	64,00	0,00	$\pm 0,949$	1,05
» \times »		3	112	108	4	61,71	2,29	$\pm 0,750$	1,72
» \times »		4	135	135	0	64,00	0,00	$\pm 0,683$	1,46
» \times »		7	110	109	1	63,42	0,58	$\pm 0,757$	0,56
» \times »		8	29	28	1	61,79	2,21	$\pm 1,474$	0,82
» \times »		9	84	83	1	63,24	0,76	$\pm 0,866$	0,28
» \times »		12	62	59	3	60,90	3,10	$\pm 1,008$	2,08
» \times »		13	36	36	0	64,00	0,00	$\pm 1,323$	0,76
» \times »		14	101	100	1	63,37	0,63	$\pm 0,790$	0,47
» \times »	21—221		81	80	1	63,21	0,79	$\pm 0,882$	0,24
» \times »		222	92	90	2	62,61	1,39	$\pm 0,828$	0,47
» \times »		223	47	47	0	64,00	0,00	$\pm 1,158$	0,86
» \times »		224	144	141	3	62,67	1,33	$\pm 0,661$	0,50
» \times »		228	154	153	1	63,58	0,42	$\pm 0,640$	0,91
» \times »		229	97	97	0	64,00	0,00	$\pm 0,806$	1,24
Summe			1387	1369	18	63,17	0,83	$\pm 0,213$	0,80
Sie sämtlicher Kreuzungen			5702	5622	80	63,102	0,898	$\pm 0,1051$	0,970

Novahafer \times Glockenhafer III und Novahafer \times Grossmogulhafer, die voriges Jahr auf dem Versuchsfelde wuchsen. Die F_1 -Pflanzen aus Kreuzungen zwischen Novahafer und Fyrishafer, die ich dieses Jahr gezogen habe, waren auch normal grün wie die Elternsorten.

Sämtliche Elternsorten der betreffenden Kreuzungen sind also konstant grün; die grüne Farbe dominiert in F_1 , und erst in F_2 treten *lutescens*-Pflanzen auf.

Die Anzahl der *lutescens*-Pflanzen war in F_2 nicht gross. Auf etwa 70 grüne kam nämlich nur eine solche. Am nächsten lag es darum hier, an eine Spaltung 63 : 1 zu denken, und mit diesem Zahlenverhältnis stimmen, wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, sowohl die im Jahre 1920 erhaltenen Spaltungszahlen, als auch die diesjährigen, sehr gut überein.

Von den 37 F_2 -Parzellen, die ich gezogen habe, liegen die Abweichungen von dem erwarteten Zahlenverhältnis in 25 Fällen (= 68 Prozent) innerhalb der Grenze für den einfachen mittleren Fehler und in 34 (= 92 Prozent) innerhalb der Grenze für den zweifachen. Nur in drei Fällen (= 8 Prozent) ist die Abweichung grösser als das Doppelte des mittleren Fehlers. Theoretisch ist ja zu erwarten, dass in 68 Prozent der Fälle, die Abweichungen innerhalb der Grenze für den einfachen mittleren Fehler liegen, in 95 Prozent innerhalb der Grenze für das zweifache und nur in 5 Prozent der Fälle also ausserhalb dieser Grenze (vergl. JOHANNSEN, 1913, S. 74).

Die in F_2 beobachtete Spaltung faktoriell zu erklären bot ja keine Schwierigkeiten. Am nächsten lag es anzunehmen, dass in der Spaltung drei gleichsinnige Faktoren beteiligt waren, welche sich miteinander frei kombinieren, und die alle, auch wenn sie nur in heterozygotischem Zustande vorhanden sind, normale grüne Farbe verursachen. Nur wenn alle drei Faktoren fehlen, vergilben die Pflanzen und sind unter normalen äusseren Bedingungen nicht lebensfähig.

Das Schema für eine solche Spaltung von mehreren gleichsinnigen Faktoren kommt ja überall in den Lehr- und Handbüchern vor, und ich habe es darum nicht für nötig gefunden, ein solches hier mitzuteilen.

Eine Spaltung von 63 : 1 in F_2 setzt aber nicht notwendig voraus, dass drei polymere Faktoren vorkommen, denn dasselbe Zahlenverhältnis wird erhalten, wenn nur zwei gleichsinnig wirkende Faktoren, A und B, vorhanden sind, die einander abstossen, so dass die Game-

tenkombinationen Ab und aB dreimal so oft gebildet werden als AB und ab (vergl. das Schema unten) ¹.

♀	AB	Ab	Ab	Ab	aB	aB	aB	ab
♂								
AB	$\frac{AB}{AB}$	$\frac{Ab}{AB}$	$\frac{Ab}{AB}$	$\frac{Ab}{AB}$	$\frac{aB}{AB}$	$\frac{aB}{AB}$	$\frac{aB}{AB}$	$\frac{ab}{AB}$
Ab	$\frac{AB}{Ab}$	$\frac{Ab}{Ab}$	$\frac{Ab}{Ab}$	$\frac{Ab}{Ab}$	$\frac{aB}{Ab}$	$\frac{aB}{Ab}$	$\frac{aB}{Ab}$	$\frac{ab}{Ab}$
Ab	$\frac{AB}{Ab}$	$\frac{Ab}{Ab}$	$\frac{Ab}{Ab}$	$\frac{Ab}{Ab}$	$\frac{aB}{Ab}$	$\frac{aB}{Ab}$	$\frac{aB}{Ab}$	$\frac{ab}{Ab}$
Ab	$\frac{AB}{Ab}$	$\frac{Ab}{Ab}$	$\frac{Ab}{Ab}$	$\frac{Ab}{Ab}$	$\frac{aB}{Ab}$	$\frac{aB}{Ab}$	$\frac{aB}{Ab}$	$\frac{ab}{Ab}$
aB	$\frac{AB}{aB}$	$\frac{Ab}{aB}$	$\frac{Ab}{aB}$	$\frac{Ab}{aB}$	$\frac{aB}{aB}$	$\frac{aB}{aB}$	$\frac{aB}{aB}$	$\frac{ab}{aB}$
aB	$\frac{AB}{aB}$	$\frac{Ab}{aB}$	$\frac{Ab}{aB}$	$\frac{Ab}{aB}$	$\frac{aB}{aB}$	$\frac{aB}{aB}$	$\frac{aB}{aB}$	$\frac{ab}{aB}$
aB	$\frac{AB}{aB}$	$\frac{Ab}{aB}$	$\frac{Ab}{aB}$	$\frac{Ab}{aB}$	$\frac{aB}{aB}$	$\frac{aB}{aB}$	$\frac{aB}{aB}$	$\frac{ab}{aB}$
ab	$\frac{AB}{ab}$	$\frac{Ab}{ab}$	$\frac{Ab}{ab}$	$\frac{Ab}{ab}$	$\frac{aB}{ab}$	$\frac{aB}{ab}$	$\frac{aB}{ab}$	$\frac{ab}{ab}$

Eine F_3 -Analyse ist darum, wenn das Vorkommen von drei polymeren Faktoren angenommen wird, unbedingt notwendig. Sind drei polymere Faktoren vorhanden, dann muss man in F_3 ausser konstant grünen Familien auch solche die 63 : 1, 15 : 1 und 3 : 1 spalten im Zahlenverhältnis 37 : 8 : 12 : 6, erhalten. Kommen aber nur zwei solche Faktoren vor, die in der oben angenommenen Weise einander abstossen, so wird die Spaltung in F_3 selbstverständlich eine andere (vergl. das Schema). Von 63 F_3 -Familien werden 31 konstant in Bezug auf die dominierende Eigenschaft, 18 — die Kombinationen $\frac{Ab}{Ab}$ und $\frac{aB}{Ab}$ — zeigen wieder Spaltung 63 : 1 und 12 — die Kombinationen $\frac{ab}{Ab}$, $\frac{ab}{aB}$, $\frac{Ab}{ab}$ und $\frac{aB}{ab}$ — Spaltung 3 : 1. Wie die zwei Kombinationen $\frac{ab}{AB}$ und $\frac{AB}{ab}$ sich verhalten werden ist nicht ohne weiteres zu sagen. Vielleicht können sie im Verhältnis 15 : 1 spalten (vergl.

¹ Diese letzte Erklärung ist jedoch weniger wahrscheinlich als die erste, da Koppelung bzw. Abstossung unter polymeren Faktoren meines Wissens bis jetzt nicht beobachtet worden ist.

HERIBERT-NILSSON 1916, S. 874) oder die Abstossung schlägt in Koppelung um, wobei man, wenn die Gameten in den Zahlenverhältnissen $3:1:1:3$ gebildet werden, eine Spaltung 55 dominierende: 9 rezessive zu erwarten hat.

Kommen zwei einander abstossende Faktoren vor, so hat man also doppelt so viele F_3 -Familien, die $3:1$ spalten, zu erwarten, als wenn drei gleichsinnig wirkende, von einander unabhängige Faktoren vorhanden sind und nur höchstens $\frac{1}{6}$, die $15:1$ spalten. Die Anzahl der $63:1$ spaltenden Familien, die wegen der grossen Individuenzahlen, die dafür nötig sind, immer schwieriger festzustellen ist, sollte, wenn nur zwei einander abstossende Faktoren vorhanden sind, 2,25 Mal so gross sein, als wenn drei von einander unabhängige polymere Faktoren vorkommen.

Im Jahre 1921 wurden über 300 F_3 -Bestände, hauptsächlich aus den Kreuzungen Novahafer \times Glockenhafer II und Novahafer \times Grossmogulhafer, gezogen. Schön ein paar Tage nachdem die Pflanzen dieser Bestände aufgegangen waren, wurde das Vorkommen von *lutescens*-Pflanzen festgestellt, und sieben Tage nach dem Aufgehen konnte die Aufzählung ohne Schwierigkeit vorgenommen werden. Die Resultate gehen aus den Tabellen 2—4 hervor.

Wie erwartet kamen in F_3 ausser Familien, die konstant waren, auch solche vor, die sehr deutlich in den Verhältnissen $63:1$, $15:1$ oder $3:1$ spalteten. Bei der Gruppierung der verschiedenen Bestände nach ihrer Spaltungszahl habe ich immer die Quote $\frac{D}{m_k}$ für verschiedene denkbare Kombinationszahlen berechnet, und die betreffende F_3 -Familie zu derjenigen Spaltungsgruppe geführt, für welche die Quote den kleinsten Wert erreichte.

Wie aus den Tabellen hervorgeht, ist die Zahl der Individuen in den verschiedenen F_3 -Beständen oft verhältnismässig klein, und man kann darum, wenn es die Parzellenverteilung festzustellen gilt, nicht die Anzahl der konstanten mit der in verschiedener Weise spaltenden ohne weiteres miteinander vergleichen, denn mehrere von denjenigen Parzellen mit kleinen Individuenzahlen, die konstant erscheinen, können sehr gut den $15:1$ oder $63:1$ spaltenden angehören.

Wenn es sich um eine Spaltung $3:1$ handelt, ist schon bei einer Individuenzahl von 20 die Wahrscheinlichkeit, dass ein anscheinend konstanter Bestand eigentlich ein spaltender ist, sehr gering. Durchschnittlich kommt das nur etwa ein Mal auf 100 vor. Bei einer Spaltung $15:1$ muss man dagegen 100 Individuen haben, um dieselbe

TABELLE 2. F_3 von der Kreuzung Novahafer \times Glockenhafer II.

Feldnummer		Gefunden		Wahrscheinlichste Spaltungszahl	Feldnummer		Gefunden		Wahrscheinlichste Spaltungszahl
1920 F_2	1921 F_3	Normalgrün	Vergilb.		1920 F_2	1921 F_3	Normalgrün	Vergilb.	
903—2	583	132	1	63:1	903—4	870—3	226	0	—
»	584	161	0	—	»	» 4	183	6	15:1
»	585	128	0	—	»	» 5	253	4	63:1
»	586	137	0	—	»	» 6	110	0	—
»	587	65	0	—	»	» 7	142	0	—
»	588	85	1	63:1	»	» 8	72	0	—
»	589	98	0	—	»	» 9	228	0	—
»	590	178	0	—	»	» 10	240	0	—
»	591	108	5	15:1	»	» 11	362	8	63:1
»	592	121	0	—	»	» 12	154	0	—
»	593	140	8	15:1	»	» 13	96	0	—
»	594	106	0	—	»	» 14	93	0	—
»	595	157	0	—	»	» 15	207	0	—
»	596	106	4	15:1	»	» 16	613	0	—
»	597	104	0	—	»	» 17	238	0	—
»	600	130	0	—	»	» 18	87	0	—
»	601	125	53	3:1	»	» 19	213	0	—
»	602	196	2	63:1	»	» 20	92	0	—
»	603	121	7	15:1	»	» 21	324	5	63:1
»	604	98	0	—	»	» 22	64	0	—
»	605	188	0	—	»	» 23	56	0	—
»	606	136	0	—	»	» 24	174	0	—
»	607	100	0	—	»	» 25	476	0	—
»	608	126	0	—	»	» 26	156	0	—
»	Exp. ¹ 1	122	0	—	»	» 27	162	0	—
»	» 2	65	0	—	»	» 28	62	0	—
»	» 3	41	0	—	»	» 29	379	0	—
»	» 4	97	0	—	»	» 30	197	0	—
»	» 5	47	0	—	»	» 31	65	6	15:1
»	» 6	233	0	—	»	» 32	107	0	—
»	» 7	207	60	3:1	»	» 33	83	0	—
»	» 8	300	24	15:1	»	» 34	84	0	—
»	» 9	180	66	3:1	»	» 35	175	0	—
»	» 10	105	0	—	»	» 36	40	0	—
»	» 11	139	0	—	»	» 37	17	0	—
»	» 12	301	22	15:1	»	» 38	99	0	—
903—4	870—1	88	0	—	»	» 39	49	1	63:1
»	» 2	185	0	—	»	» 40	154	12	15:1

¹ Eine für spezielle Beobachtungen ausgesäte Reihe.

Feldnummer		Gefunden		Wahrscheinlichste Spaltungszahl	Feldnummer		Gefunden		Wahrscheinlichste Spaltungszahl
1920 <i>F</i> ₂	1921 <i>F</i> ₃	Normalgrün	Vergilb.		1920 <i>F</i> ₂	1921 <i>F</i> ₃	Normalgrün	Vergilb.	
903—4	870—41	133	0	—	903—4	870—83	61	0	—
»	» 42	77	1	63:1	903—5	871— 1	319	0	—
»	» 43	195	0	—	»	» 2	247	5	63:1
»	» 44	159	0	—	»	» 3	140	0	—
»	» 45	262	19	15:1	»	» 4	199	0	—
»	» 46	46	0	—	»	» 5	344	2	63:1
»	» 47	65	0	—	»	» 6	284	0	—
»	» 48	326	0	—	»	» 7	252	0	—
»	» 49	235	0	—	»	» 8	122	0	—
»	» 50	168	0	—	»	» 9	121	0	—
»	» 51	51	0	—	»	» 10	75	1	63:1
»	» 52	77	0	—	»	» 11	387	0	—
»	» 53	54	1	63:1	»	» 12	215	0	—
»	» 54	176	0	—	»	» 13	95	3	63:1
»	» 55	187	0	—	»	» 14	228	0	—
»	» 56	122	0	—	»	» 15	140	0	—
»	» 57	108	0	—	»	» 16	87	4	15:1
»	» 58	128	0	—	»	» 17	108	5	15:1
»	» 59	61	0	—	»	» 18	96	0	—
»	» 60	175	0	—	»	» 19	110	0	—
»	» 61	265	0	—	»	» 20	292	0	—
»	» 62	398	0	—	»	» 21	133	0	—
»	» 63	510	0	—	»	» 22	107	3	63:1
»	» 64	172	0	—	»	» 23	70	30	3:1
»	» 65	359	0	—	»	» 24	252	0	—
»	» 66	124	2	63:1	»	» 25	154	0	—
»	» 67	333	2	63:1	»	» 26	145	0	—
»	» 68	363	0	—	»	» 27	159	0	—
»	» 69	237	0	—	»	» 28	204	0	—
»	» 70	148	2	63:1	»	» 29	200	0	—
»	» 71	95	2	63:1	»	» 30	77	0	—
»	» 72	178	0	—	»	» 31	88	0	—
»	» 73	85	1	63:1	»	» 32	192	0	—
»	» 74	99	0	—	»	» 33	347	5	63:1
»	» 75	289	5	63:1	»	» 34	426	6	63:1
»	» 76	206	0	—	»	» 35	48	0	—
»	» 77	63	1	63:1	»	» 36	92	25	3:1
»	» 78	100	26	3:1	»	» 37	37	1	63:1
»	» 79	119	5	15:1	»	» 38	93	4	15:1
»	» 80	281	14	15:1	»	» 39	130	2	63:1
»	» 81	48	0	—	»	» 40	241	0	—
»	» 82	218	0	—	»	» 41	37	2	15:1

Feldnummer		Gefunden		Wahrscheinlichste Spaltungszahl	Feldnummer		Gefunden		Wahrscheinlichste Spaltungszahl
1920 F_2	1921 F_3	Normalgrün	Vergilb.		1920 F_2	1921 F_3	Normalgrün	Vergilb.	
903—5	871—42	66	2	15:1	903—5	871—66	225	0	—
»	» 43	116	0	—	»	» 67	128	7	15:1
»	» 44	101	2	63:1	»	» 68	114	0	—
»	» 45	197	0	—	»	» 69	182	0	—
»	» 46	133	0	—	»	» 70	248	2	63:1
»	» 47	389	9	63:1	»	» 71	70	0	—
»	» 48	97	0	—	»	» 72	105	0	—
»	» 49	240	0	—	»	» 73	186	0	—
»	» 50	19	1	15:1	»	» 74	175	0	—
»	» 51	178	0	—	»	» 75	309	0	—
»	» 52	181	0	—	»	» 76	312	0	—
»	» 53	148	0	—	»	» 77	64	0	—
»	» 54	128	0	—	»	» 78	90	24	3:1
»	» 55	184	0	—	»	» 79	82	0	—
»	» 56	79	0	—	»	» 80	125	3	15:1
»	» 57	97	0	—	»	» 81	57	22	3:1
»	» 58	65	0	—	»	» 82	49	3	15:1
»	» 59	177	0	—	»	» 83	103	0	—
»	» 60	54	0	—	»	» 84	159	4	63:1
»	» 61	153	0	—	»	» 85	224	0	—
»	» 62	162	5	15:1	»	» 86	146	8	15:1
»	» 63	189	0	—	»	» 87	159	0	—
»	» 64	187	0	—	»	» 88	168	0	—
»	» 65	56	0	—					

TABELLE 3. F_3 von der Kreuzung Novahafer \times Glockenhafer III.

Feldnummer		Gefunden		Wahrscheinlichste Spaltungszahl	Feldnummer		Gefunden		Wahrscheinlichste Spaltungszahl
1920 F_2	1921 F_3	Normalgrün	Vergilb.		1920 F_2	1921 F_3	Normalgrün	Vergilb.	
904—2	616	47	14	3:1	904—2	625	103	1	63:1
»	617	32	9	3:1	»	626	82	0	—
»	618	138	14	15:1	»	627	61	0	—
»	619	90	0	—	»	628	122	0	—
»	620	62	0	—	»	629	73	0	—
»	621	136	9	15:1	»	630	19	9	3:1
»	622	57	7	15:1	»	631	41	10	3:1

TABELLE 4. F_3 von der Kreuzung Novahafer \times Grossmogulhafer.

Feldnummer		Gefunden			Feldnummer		Gefunden		
1920 F_2	1921 F_3	Normal- grün	Vergilb.	Wahrschein- lichste Spal- tungszahl	1920 F_2	1921 F_3	Normal- grün	Vergilb.	Wahrschein- lichste Spal- tungszahl
912—12	867— 1	143	0	—	912—14	869— 4	140	0	—
»	» 2	38	0	—	»	» 5	54	0	—
»	» 3	60	0	—	»	» 6	202	0	—
»	» 4	63	0	—	»	» 7	188	0	—
»	» 5	55	0	—	»	» 8	65	0	—
»	» 6	83	0	—	»	» 9	199	9	15:1
»	» 7	83	4	15:1	»	» 10	56	0	—
»	» 8	70	0	—	»	» 11	56	3	15:1
»	» 9	175	0	—	»	» 12	39	0	—
»	» 10	66	0	—	»	» 13	28	0	—
»	» 11	95	9	15:1	»	» 14	92	6	15:1
»	» 12	109	8	15:1	»	» 15	28	0	—
»	» 13	78	1	63:1	»	» 16	75	0	—
»	» 14	91	0	—	»	» 17	81	31	3:1
»	» 15	263	0	—	»	» 18	165	0	—
»	» 16	65	0	—	»	» 19	56	11	3:1
»	» 17	128	0	—	»	» 20	66	6	15:1
»	» 18	59	0	—	»	» 21	65	0	—
»	» 19	166	0	—	»	» 22	55	0	—
»	» 20	107	0	—	»	» 23	148	0	—
912—13	868— 1	76	0	—	»	» 24	68	3	15:1
»	» 2	150	0	—	»	» 25	35	9	3:1
»	» 3	128	6	15:1	»	» 26	67	0	—
»	» 4	47	1	63:1	»	» 27	75	0	—
»	» 5	127	3	15:1	»	» 28	106	33	3:1
»	» 6	64	5	15:1	»	» 29	93	7	15:1
»	» 7	92	0	—	»	» 30	67	0	—
»	» 8	86	0	—	»	» 31	36	0	—
»	» 9	120	9	15:1	»	» 32	132	9	15:1
»	» 10	141	0	—	»	» 33	50	0	—
»	» 11	81	21	3:1	»	» 34	78	0	—
»	» 12	159	0	—	»	» 35	73	3	15:1
»	» 13	228	0	—	»	» 36	105	0	—
»	» 14	93	0	—	»	» 37	86	0	—
»	» 15	110	0	—	»	» 38	77	0	—
»	» 16	113	0	—	»	» 39	70	0	—
»	» 17	84	0	—	»	» 40	85	0	—
912—14	869— 1	99	8	15:1	»	» 41	67	0	—
»	» 2	111	0	—	»	» 42	78	0	—
»	» 3	211	5	63:1	»	» 43	38	0	—

Feldnummer		Gefunden		Wahrscheinlichste Spaltungszahl	Feldnummer		Gefunden		Wahrscheinlichste Spaltungszahl
1920 F_2	1921 F_3	Normal-grün	Vergilb.		1920 F_2	1921 F_3	Normal-grün	Vergilb.	
912—14	869—44	58	0	—	912—14	869—47	54	0	—
»	» 45	142	0	—	»	» 48	26	0	—
»	» 46	35	0	—	»	» 49	65	0	—

Gewissheit zu erreichen, und bei Spaltung 63 : 1 bis zu 420. Bei dieser letzten Spaltung hat man noch bei einer Individuenzahl von 200 zu erwarten, dass in 7 von 100 Parzellen kein rezessives Individuum vorkommt.

Um zu konstatieren, ob das Verhältnis zwischen den 3 : 1 spaltenden und den übrigen Beständen mit dem erwarteten übereinstimmt, sind die Individuenzahlen der bei dieser Untersuchung gezogenen F_3 -Bestände also gross genug, und es kommen auch so viele solche vor, die eine genügend grosse Individuenzahl haben, um dieselbe Prüfung für die 15 : 1 spaltenden zu ermöglichen. Dagegen gibt es in den allermeisten Parzellen zu wenig Individuen, um eine ähnliche Prüfung für das Spaltungsverhältnis 63 : 1 durchzuführen. Das spielt jedoch keine grössere Rolle. Stimmen die Zahlen für die 3 : 1 und 15 : 1 spaltenden mit den erwarteten gut überein und kann man ausserdem feststellen, dass Spaltungen 63 : 1 sicher vorkommen, dann muss man bei Untersuchungen dieser Art zufrieden sein.

Schon ein oberflächliches Durchsehen der Tabellen zeigt, dass es sich auch in diesem Falle nicht nur um *zwei* Faktoren, die untereinander Abstossung zeigen, handeln kann. Dazu sind die Familien, die im Verhältnis 15 : 1 spalten, viel zu zahlreicher, und diejenigen, die Spaltung 3 : 1 zeigen, zu spärlich im Verhältnis zu den übrigen. Von den ersten hätte man, wenn dies der Fall wäre, unter den untersuchten 307 Familien höchstens $9,6 \pm 3,05$ zu erwarten (vergl. S. 152). Gefunden wurden aber 42 ($\frac{D}{m_k} = 10,6$). Von den Beständen, die 3 : 1 spalten, hätte man dagegen $58,5 \pm 6,88$ zu erwarten. Gefunden wurden aber nur 17 ($\frac{D}{m_k} = 5,9$).

Dagegen stimmen, wie aus der Tabelle 5 ersichtlich ist, die in F_3 erhaltenen Spaltungen gut mit der Annahme von drei polymeren Faktoren überein. Doch sind auch hier, selbst wenn nur diejenigen Bestände berücksichtigt werden, die wenigstens 100 Individuen haben,

die Abweichungen etwas zu gross. Und es ist besonders zu bemerken, dass die Abweichung von dem erwarteten Zahlenverhältnis für die 3 : 1 spaltenden Bestände am grössten ist, und dass die Anzahl der 15 : 1 und noch mehr die der 63 : 1 spaltenden, für welche man die grösste Abweichung zu erwarten hätte, mit den Erwartungen am besten übereinstimmen.

Selbstverständlich können diese Abweichungen zufälliger Art sein. Doch halte ich es nicht für ausgeschlossen, im Gegenteil sogar für sehr wahrscheinlich, dass die zu kleine Anzahl von 3 : 1 spaltenden

TABELLE 5. *Parzellenverteilung in F₃.*

	Anzahl spalt. Parz.			Anzahl Parz. Konstant grün	Summe
	3 : 1	15 : 1	63 : 1		
I. <i>Nur Parz. mit wenigstens 100 Indiv. mitgenommen.</i>					
Gefunden	10	27	21	125	183
Ausgerechnet pro 63.....	3,44	9,30	7,23	43,03	63
Theoretische Zahlen	$6 \pm 1,366$	$12 \pm 1,829$	$8 \pm 1,551$	$37 \pm 2,293$	
D	— 2,56	— 2,70	— 0,77	6,03	
D/m _k	1,87	1,48	0,50	2,63	
II. <i>Sämtliche Parzellen mitgenommen.</i>					
Gefunden	17	42	33	215	307
Ausgerechnet pro 63.....	3,49	8,62	6,77	44,12	63
Theoretische Zahlen.....	$6 \pm 1,055$	$12 \pm 1,412$	$8 \pm 1,197$	$37 \pm 1,770$	
D	— 2,51	— 3,38	— 1,23	7,12	
D/m _k	2,38	2,39	1,03	4,02	

Beständen dadurch verursacht worden ist, dass diejenigen Heterozygoten, die nur einen der Chlorophyllfaktoren enthalten, durchschnittlich etwas schwächer sind, als die übrigen Kombinationen und unter ungünstigen Verhältnissen leichter unterliegen, als diese. Zu dieser Annahme bin ich namentlich durch die folgenden Beobachtungen gekommen.

Schon voriges Jahr traten, wenn die grünen Pflanzen so weit gekommen waren, dass sie 3—4 Blätter hatten, in den Blättern einzelner Pflanzen der F₂-Bestände gelbliche Flecken auf. Nicht selten wurden Blätter mit 8—12 solchen Flecken angetroffen, welche sich

oft über die ganze Breite der Blattfläche streckten. Zwischen den Flecken war die Blattfläche normal grün.

Auch dieses Jahr traten solche Pflanzen auf, und ich konnte dabei konstatieren, dass die Blätter anfangs normal grün waren. Zu derselben Zeit etwa, als die Rezessiven abstarben, traten die gelblichen Flecken auf. Eine partielle Zerstörung des Chlorophylls scheint dann stattzufinden, was wohl eine verminderte CO_2 -Assimilation verursachen muss. Als die Blätter älter wurden, verschwanden die Flecken allmählich wieder, was ich voriges Jahr auch beobachten konnte. Die betreffenden Pflanzen waren in den 3 : 1 spaltenden Parzellen am zahlreichsten (dieses Jahr durchschnittlich 18 %). Aber auch in den 15 : 1 spaltenden wurden ziemlich viele angetroffen (8 %). Dagegen waren sie in den 63 : 1 spaltenden F_3 -Parzellen und in den F_2 -Parzellen verhältnismässig selten (2,4 %). In den konstant grünen F_3 -Parzellen kamen solche gelbfleckige Pflanzen überhaupt nicht vor. Schon daraus konnte man mit grösster Wahrscheinlichkeit schliessen, dass die gelbfleckigen Pflanzen die einfaktorigen Heterozygoten waren.

Sowohl im vorigen als vergangenen Sommer wurde eine grössere Menge solcher Pflanzen auf dem Felde markiert. Die Nachkommen dieser Pflanzen haben, wie aus den Tabellen 6 und 7 hervorgeht — bis auf einige Ausnahmen — Spaltung im Zahlenverhältnis 3 : 1 gezeigt. Es unterliegt also keinem Zweifel, dass die Pflanzen die gelblich gefleckt werden, einfaktorige Heterozygoten sind. Und da solche Pflanzen in allen 15 : 1 und 3 : 1 spaltenden Parzellen, die in dieser Hinsicht untersucht worden sind, auftraten, kann das partielle Vergilben der Heterozygoten nicht an einen oder zwei von den polymeren Faktoren gebunden sein, sondern kommt bei allen drei Faktoren vor. Dass die Anzahl der gefleckten Pflanzen in den verschiedenen Beständen durchgängig zu niedrig ist, hängt ohne Zweifel damit zusammen, dass die gelblichen Flecken oft ziemlich undeutlich hervortreten, und nur Pflanzen mit deutlichen Flecken wurden markiert und gezählt. Dass in ein paar Fällen die Nachkommen der markierten Pflanzen aus der Kreuzung Novahafer \times Glockenhafer III (1920—904—7) konstant grün wurden, lässt sich dadurch erklären, dass die Pflanzen voriges Jahr mit kleinen Stöckchen markiert wurden, weshalb es bei der Ernte nicht immer so leicht war, die markierten von den nicht markierten zu trennen.

Infolge der partiellen Rückbildung des Chlorophylls, die bei den einfaktorigen Heterozygoten also vorkommt, ist es sehr wahrscheinlich, dass diese Heterozygoten ein wenig schwächer werden als die übrigen

TABELLE 6. Spaltung in F_3 von Nachkommen gelbfleckiger F_2 -Pflanzen aus der Kreuzung Novahafer \times Glockenhafer III.
($F_2 = 1920-904$ R. 7).

F_2 -Pflanze	Versuch	Gesamtzahl	Gefunden		Verhältniszahlen pro 4		m_k	D/m_k
			Grün	Vergilb.	Grün	Vergilb.		
1	21 b	101	77	24	3,05	0,95	0,172	0,29
2	»	116	87	29	3,00	1,00	0,161	0,00
3	»	88	66	22	3,00	1,00	0,185	0,00
4	»	115	87	28	3,03	0,97	0,162	0,19
5	23 c	211	158	53	3,00	1,00	0,119	0,00
6	»	42	33	9	3,14	0,86	0,267	0,52
7	»	123	123	0	—	—	—	—
8	»	114	86	28	3,02	0,98	0,162	0,12
9	»	147	147	0	—	—	—	—
10	»	122	97	25	3,18	0,82	0,157	1,15
11	»	63	50	13	3,17	0,83	0,218	0,78
12	24	66	49	17	2,97	1,03	0,213	0,14
13	»	54	38	16	2,82	1,18	0,236	0,76
14	25 c	71	55	16	3,10	0,90	0,206	0,49
15	»	20	16	4	3,20	0,80	0,387	0,52
16	»	106	77	29	2,91	1,09	0,168	0,54
17	»	144	99	45	2,75	1,25	0,144	1,73
18	»	47	39	8	3,32	0,68	0,253	1,27
19	35 b	120	88	32	2,93	1,07	0,158	0,44
20	»	54	45	9	3,33	0,67	0,236	1,41
21	21 b	85	64	21	3,01	0,99	0,188	0,05
22	»	75	60	15	3,20	0,80	0,200	1,00
23	»	72	58	14	3,22	0,78	0,204	0,11
24	35 b	178	138	40	3,10	0,90	0,130	0,77
25	»	127	98	29	3,09	0,91	0,154	0,59
26	»	202	151	51	2,99	1,01	0,122	0,08

und darum leichter als diese unterliegen, was eine verminderte Repräsentation von 3:1 spaltenden Beständen im F_3 zu Folge hat. Es scheint mir in diesem Zusammenhang auch von Interesse zu sein, hervorzuheben, dass man schon einen Fall kennt, wo die verminderte Vitalität einer rezessiven Chlorophyllsippe sich auch in heterozygotischem Zustande bemerkbar machen kann, obwohl die Heterozygote normal grün erscheint. LINDSTROM hat nämlich bei seinen Untersuchungen über Chlorophyllvariationen bei *Zea Mays* (1918, S. 14) feststellen können, dass Pflanzen, die nur den einen von den W-Faktoren (Grundfaktor für grüne Farbe) enthalten, weniger lebenskräftig sind, als die

TABELLE 7. Spaltung in F_4 von Nachkommen gelbfleckiger F_3 -Pflanzen aus Kreuzungen Novahafer \times Glockenhafer II oder III.

Nummer der F_3 - Pflanze	Versuch	Gesamt- zahl	Gefunden		Verhältniszahlen pro 4		m_k	D/ m_k
			Grün	Vergilb.	Grün	Vergilb.		
601— 1	26 a	37	29	8	3,14	0,86	0,285	0,49
» 2	»	39	29	10	2,98	1,02	0,277	0,07
» 3	»	38	26	12	3,05	0,95	0,281	0,18
» 4	»	45	38	7	3,38	0,62	0,258	1,47
» 5	»	39	31	8	3,18	0,82	0,277	0,65
» 6	»	9	6	3	2,67	1,33	0,577	0,57
» 7	27 c	33	24	9	2,91	1,09	0,301	0,30
» 8	»	44	32	12	2,92	1,08	0,261	0,31
» 9	»	51	39	12	3,06	0,94	0,243	0,25
» 10	28 c	47	36	11	3,06	0,94	0,253	0,24
» 11	»	20	16	4	3,20	0,80	0,387	0,52
616— 1	29 b	40	29	11	2,90	1,10	0,274	0,36
» 2	»	93	75	18	3,23	0,77	0,180	1,28
» 3	»	11	10	1	3,64	0,36	0,522	1,23
» 4	»	48	35	13	2,92	1,08	0,250	0,32
» 5	»	81	59	22	2,91	1,09	0,192	0,47
» 6	30 c	90	68	22	3,02	0,98	0,183	0,11
» 7	»	51	40	11	3,14	0,86	0,243	0,58
» 8	»	23	19	4	3,30	0,70	0,361	0,83
» 9	»	65	47	18	2,89	1,11	0,215	0,51
» 10	»	80	66	14	3,30	0,70	0,194	1,55
» 11	31 b	37	26	11	2,81	1,19	0,285	0,67
» 12	»	50	40	10	3,20	0,80	0,245	0,82
» 13	»	70	47	23	2,69	1,31	0,207	1,50
617— 1	32 c	37	29	8	3,14	0,86	0,285	0,49
» 2	»	18	11	7	2,44	1,56	0,408	1,13
» 3	»	20	15	5	3,00	1,00	0,387	0,00
» 4	»	19	13	6	2,74	1,26	0,397	0,65
» 5	»	20	17	3	3,40	0,60	0,387	1,03
» 6	»	18	15	3	3,33	0,67	0,408	0,81
» 7	»	20	13	7	2,60	1,40	0,387	1,04
» 8	»	20	17	3	3,40	0,60	0,387	1,04
583—1	36 b	17	11	6	2,59	1,41	0,420	0,98

homozygot grünen. Die rezessive Form (ww) ist hier ganz weiss und lebt nur eine kurze Zeit.

Die Beobachtung über das partielle Vergilben der einfaktorigen Heterozygoten beim Hafer ist auch deshalb von Interesse, weil sie zeigt, dass hier eine Art von Dominanzwechsel vorkommt. Als junge

Keimpflanzen sind die einfaktorigen Homo- und Heterozygoten normal grün und nicht von einander zu unterscheiden. Die Dominanz der grünen Farbe scheint dann vollständig zu sein. Nach einiger Zeit entstehen aber die gelben Flecken, und der Gelbfaktor oder »das Fehlen des Grünfaktors« macht sich geltend. Das dauert aber nur eine kurze Zeit. Dann verschwinden die gelblichen Flecken wieder, und der Grünfaktor dominiert vollständig wie bei den Keimpflanzen.

Über einen ähnlichen Fall von Dominanzwechsel hat CORRENS (1918) in seiner Abhandlung über einfach mendelnde Bastarde berichtet. Der aus den Lehr- und Handbüchern wohl bekannte Bastard zwischen *Urtica pilulifera* und *Urtica Dodartii* hat in Bezug auf die Zähnung der Blätter bekanntlich lange als Beispiel von einem mendelnden Bastarde mit einem völlig dominierenden Merkmal gegolten. In der erwähnten Abhandlung hat CORRENS aber zeigen können, dass die Dominanz der Zähnung von den *pilulifera*-Blättern jedoch nicht so vollständig ist, wie man geglaubt hat. Bei den ersten Blättern des Bastards geht nämlich die Zähnung nicht so nahe an die Spitze wie bei *Urtica pilulifera*. Es fällt das oberste Paar Zähne weg, so dass ihre Zahl auf jeder Seite mindestens um einen niedriger ist. Der Bastard kann darum in diesem Stadium von dieser gewöhnlich unterschieden werden.

Die Verhältnisse bei *Urtica* scheinen also den von mir beim Hafer beobachteten, analog zu sein. Als junge Keimpflanzen sind die dominierenden Homozygoten und die Heterozygoten nicht voneinander zu unterscheiden, dann hört die vollständige Dominanz während eines Entwicklungsstadiums auf, um später wieder einzutreten.

Aus der Literatur sind bis jetzt nur wenige Fälle von Dominanzwechsel bekannt. In der oben zitierten Abhandlung hat CORRENS (S. 229—231) diese Fälle zusammengestellt und näher diskutiert, und ich habe es darum nicht für nötig gefunden, hier darauf einzugehen.

Wie die drei polymeren Chlorophyllfaktoren, die nach diesen Untersuchungen beim Hafer vorkommen, auf den Novahafer und die betreffenden Schwarzhafersorten verteilt sind, habe ich noch nicht feststellen können. Durch Kreuzung mit verschiedenen 3 : 1 spaltenden Heterozygoten lässt es sich ja aber leicht entscheiden. Der Novahafer unterscheidet sich durch eine helle, grüne Farbe von den andern Hafersorten, und es liegt deshalb nahe anzunehmen, dass diese Sorte nur einen der betreffenden Chlorophyllfaktoren hat. Diese Annahme setzt natürlich voraus, dass die Faktoren in ihrer Wirkung kumulativ sind, was im Zusammenhang mit den Untersuchungen über die Verteilung

der Faktoren auch festgestellt werden soll. Erweist sich die Annahme, dass der Novahafer einfaktorig ist, als richtig, dann müssen die untersuchten mittelschwedischen Schwarzhafersorten zwei von den Chlorophyllfaktoren haben.

Ausser dem Novahafer sind während der letzten Jahre mehrere andere von unseren besten Weisshafersorten, die alle dem Probsteiertypus angehören, mit Glockenhafer und Grossmogulhafer gekreuzt worden. Obgleich ich diese Kreuzungen in grossem Umfang für praktische Zwecke bearbeitet habe, sind darin dennoch keine chlorophylldefekten Pflanzen der hier beschriebenen Art angetroffen worden. Da es für weitere Untersuchungen der Chlorophylleigenschaft beim Hafer von einem gewissen Interesse sein kann zu wissen, welche Kombinationen in dieser Hinsicht schon untersucht worden sind, so werden sie hier mitgeteilt:

Siegeshafer	×	Glockenhafer	II
»	×	»	III
»	×	Grossmogulhafer	
01180 (aus	Siegeshafer	×	Kronenhafer) × Glockenhafer II
»	(»	»	×
»	(»	»	×
01173 (»	»	×	Näsgaardhafer) ×
01176 (»	»	×	»
»	(»	»	×
) × Glockenhafer III
Kronenhafer	×	Grossmogulhafer	
Goldregenhafer	×	Glockenhafer	II
»	×	»	III.

In allen diesen Kreuzungen wurden *lutescens*-Pflanzen also nicht herausgespaltet, was zeigt, dass die bei den Kreuzungen benützten Probsteiersorten mit den Schwarzhafersorten wenigstens einen Chlorophyllfaktor gemeinsam haben müssen.

Mehrere von denselben Weisshafersorten sind auch mit dem Novahafer gekreuzt, und die Kreuzungen sind wenigstens bis zur F_3 verfolgt worden. Von solchen in grösserem Umfang hier bearbeiteten Kreuzungen sind zu erwähnen:

Novahafer	×	Siegeshafer
»	×	Kronenhafer
»	×	Goldregenhafer
»	×	01180
»	×	01171 (Schwestersorte von 01173).

Auch in diesen Kreuzungen wurden keine *lutescens*-Pflanzen herausgespaltet. Man kann ja daraus den Schluss ziehen, dass diese Weisshafersorten auch mit dem Novahafer einen Chlorophyllfaktor gemeinsam haben, der aber ein anderer sein muss, als der, welcher bei den Schwarzhafersorten vorhanden ist. Die hier in Schweden am meisten gebauten Weisshafersorten des Probsteiertypus haben also mindestens zwei Faktoren für die betreffende Chlorophylleigenschaft.

Erweist sich die Annahme, dass auch die Schwarzhafersorten zwei Faktoren haben, als richtig, dann ist es kein Wunder, dass die *lutescens*-Sippe hier in Svalöf nicht früher in Kreuzungsdendenten beobachtet worden ist. Denn in die allermeisten von den hier bearbeiteten Kreuzungen traten die erwähnten Probsteiersorten oder die mittelschwedischen Schwarzhafersorten wenigstens als der eine Elter ein. Eine Ausspaltung von *lutescens*-Pflanzen konnte darum nur dann erhalten werden, wenn mit einer einfaktorigen Sorte gekreuzt wurde, die einen dritten Chlorophyllfaktor enthielt, und die Aussicht, eine solche anzutreffen, war natürlich nicht gross. Auch das Verhalten, dass die *lutescens*-Sippe hier in Svalöf noch nicht als sog. Verlustmutation erhalten wurde, obgleich Tausende von Pedigreeparzellen von den süd- und mittelschwedischen Hafersorten während der letzten Jahre genau untersucht wurden, um ähnliche Chlorophyllmutationen zu entdecken, ist mit dem Vorkommen von gleichsinnig wirkenden Chlorophyllfaktoren in Zusammenhang zu bringen (vergl. NILSSON-EHLE 1913, S. 300). Charakteristisch für die Verlustmutationen ist ja, dass sie relativ selten auftreten, und dass sie sich nur in Bezug auf einen mendelnden Faktor oder einen Komplex von Faktoren, die miteinander gekoppelt sind (die Komplexmutation von NILSSON-EHLE 1920, S. 277—311) von dem Normaltypus unterscheiden. Der Prozess der Verlustmutation scheint sich also in einem Chromosomenpaar abzuspielen. Gewöhnlich trifft er ja nur das eine von zwei homologen Chromosomen. Wenn dann polymere Faktoren vorkommen, die von einander unabhängig spalten, und die also in verschiedenen Chromosomen liegen, muss es, wenn die Mutationsprozesse in den verschiedenen Chromosomen sich von einander unabhängig abspielen, sehr selten eintreffen, dass eine Gamete entsteht, die die beiden polymeren Faktoren entbehrt. Tritt eine Verlustmutation in einer einfaktorigen Sippe einmal auf Zehntausend ein, so muss sie, wenn zwei polymere Faktoren vorkommen und der Mutationsprozentsatz in den beiden Chromosomen derselbe ist, nur einmal auf Hundert Millionen entstehen. Wenn auf einem Hektar etwa 6 Millionen Körner ausgesät werden, müssten durch-

schnittlich 17 Hektar untersucht werden, um eine Mutation finden zu können. Die Aussichten eine solche Mutation anzutreffen, sind also sehr klein.

Selbstverständlich wäre es von grossem Interesse, den Novahafer und andere einfaktorige Sorten, die eventuell gefunden werden, genau zu verfolgen, um festzustellen, ob hier *lutescens*-Pflanzen als Verlustmutationen angetroffen werden können.

Wie ich oben schon hervorgehoben habe, sind erbliche Variationen der Chlorophylleigenschaft beim Hafer sehr selten beobachtet worden. Obgleich diese Getreideart zum Gegenstand umfassender Züchtungsarbeiten seit Jahrzehnten gemacht worden ist, und ausserdem seit langem eines der beliebtesten Objekte der Pflanzenphysiologen gewesen ist, sind solche, so weit mir bekannt ist, bis jetzt nur zweimal in der Literatur erwähnt worden. In seiner Abhandlung über erbliche Variationen der Chlorophylleigenschaft bei den Getreidearten hat NILSSON-EHLE (1913, S. 229) mitgeteilt, dass er beim Hafer »nur dreimal, in drei Auslesen verschiedener Abstammung, ganz vereinzelt weisse Pflanzen gefunden hat«, und fügt hinzu, dass in Svalöf »weisse Pflanzen beim Hafer jedenfalls viel seltener sind als bei der Gerste und beim Roggen«. Der zweite Fall von erblicher Chlorophyllvariation beim Hafer, den ich aus der Literatur kenne, ist der von GÄSSNER (1915, S. 478—486) studierte »Uruguayhafer«, der bei Keimung bei 1—2° C das Vermögen Chlorophyll zu bilden, verliert.

Die Tatsache, dass erbliche Abänderungen der Chlorophylleigenschaft beim Hafer so selten beobachtet worden sind, während sie bei der Gerste verhältnismässig oft angetroffen werden, hängt vielleicht auch damit zusammen, dass polymere Chlorophyllfaktoren beim Hafer gewöhnlicher sind als bei der Gerste, bei welcher, obgleich hier schon umfassende Untersuchungen ausgeführt worden sind, solche bis jetzt nicht angetroffen wurden. Möglicherweise hängt das seltene Vorkommen von erblicher Chlorophyllvariationen beim Weizen auch mit dem Vorkommen von polymeren Chlorophyllfaktoren zusammen.

Gleichsinnig wirkende Chlorophyllfaktoren scheinen überhaupt verhältnismässig oft vorzukommen. Wie aus der Tabelle 8 hervorgeht, sind solche schon bei mehreren Pflanzen der verschiedensten Verwandtschaftskreise gefunden worden. Gewöhnlich hat es sich in den bis jetzt untersuchten Fällen um zwei solche Faktoren gehandelt, und nur bei den Untersuchungen KIESSLINGS (1914) über eine Art von Weissbuntheit bei *Vicia Faba minor* sind für das Chlorophyllmerkmal

TABELLE 8. Übersicht über die bis jetzt gefundenen Fälle von polymeren Chlorophyllfaktoren.

Forscher	Pflanze	Spaltung	Anzahl Faktoren
EMERSON, (1912) ¹	<i>Zea Mays</i>	grün—gescheckt.....	2?
KIESSLING, (1914)....	<i>Vicia Faba minor</i>	grün—gescheckt.....	Viele?
THROW, (1916).....	<i>Senecio vulgaris</i>	grün—weiss.....	2
IKENO, (1917).....	<i>Plantago major</i>	grün—gescheckt.....	2
CORRENS, (1919).....	<i>Capsella bursa pastoris</i>	grün—gescheckt.....	2
» (1919).....	<i>Urtica pilulifera</i>	grün—weiss.....	2
» (1920).....	<i>Mercurialis annua</i>	grün—gelb.....	2 ²
RASMUSSEN, J., (1920)	<i>Allium cepa</i>	grün—weiss.....	2
» » (1920)	» »	grün—gelbgrün.....	2
RASMUSSEN, H., (1920)	<i>Tropaeolum majus</i>	dunkelgrün—grün..	2
ÅKERMAN, (1922).....	<i>Avena sativa</i>	grün—vergilbend....	3

mehrere gleichsinnig wirkende Erbinheiten angenommen worden, »bei deren gänzlichem oder teilweisem Fehlen nach bestimmten Verhältnissen die Weissbuntheit eintritt«. Ohne die Untersuchungen KIESSLINGS kritisieren zu wollen möchte ich jedoch hervorheben, dass ich von der Richtigkeit der Deutung seiner Befunde nicht ganz überzeugt bin. Weitere Untersuchungen darüber wären sehr zu erwünschen, um die Sache aufzuklären.

DAS VERHALTEN DER LUTESCENS-SIPPE IN LICHT VERSCHIEDENER INTENSITÄT.

Um die Spaltung in F_3 in einfacher Weise feststellen zu können, wurden vorigen Winter die Körner von ein paar Hundert F_2 -Pflanzen und von einigen der Elternsorten in Sand auf Tellern zum Keimen gebracht. Die Teller wurden auf den Boden meines Arbeitszimmers gestellt, wo die Temperatur im Winter verhältnismässig hoch (15—20° C), das Licht aber viel schwächer als im Freien ist. Die Keimung ging ausgezeichnet vor sich, und die Keimlinge entwickelten sich, trotz des schwachen Lichtes, anscheinend normal. Zu meinem Erstaunen blieben sämtliche Pflanzen aber grün, und das erwartete Auftreten von vergilbenden in einem Teil der F_2 -Nachkommen blieb vollständig aus, obgleich ich die Keimlinge etwa einen Monat stehen liess. Einige Pflanzen waren wohl etwas schwächer grün als die übrigen.

¹ Nach MILES (1915) zitiert.

² Möglicherweise 3 Faktoren.

Der Unterschied war aber sehr gering und im gewöhnlichen Tageslichte schwierig festzustellen (vergl. S. 172). Dieser Versuch wurde mit Nachkommen aus anderen Kreuzungen wiederholt aber mit demselben Erfolg. Später wurden auch ähnliche Versuche in Kästchen mit gewöhnlicher Gartenerde ausgeführt. Auch hier blieb das Vergilben aus.

Die Versuche im Zimmer wurden dann abgebrochen, denn ich beschloss, zuerst zu untersuchen, wie sich die F_3 -Generation, im Freien ausgesät, verhalten würde. Würden auch da keine vergilbenden Pflanzen erhalten, so lag es ja am nächsten, anzunehmen, dass das Vergilben der F_2 -Individuen trotz allem nur von äusseren Faktoren verursacht wäre. Das Resultat der Versuche im Freien kennen wir schon (vergl. S. 159). In den auf dem Versuchsfelde im vergangenen Sommer gezogenen F_3 -Beständen traten ja *lutescens*-Individuen in grossen Mengen auf und in Zahlenverhältnissen, die mit den erwarteten übereinstimmten. Dass die *lutescens*-Eigenschaft erblicher Natur ist, war also dadurch bestätigt.

Aus den Versuchen im Zimmer konnte jetzt der Schluss gezogen werden, dass das Verschwinden des Chlorophylls von den äusseren Bedingungen sehr stark abhängig sein muss, und es lag darum nahe, zu versuchen, die Bedingungen für das Vergilben näher festzustellen.

Die Verhältnisse, unter denen die Versuche im Freien und im Zimmer ausgeführt wurden, unterschieden sich in verschiedener Hinsicht von einander. Ganz bedeutende Unterschiede kamen in Bezug auf die Temperatur und die Belichtung vor. Im Zimmer war die Temperatur, wie ich oben schon hervorgehoben habe, verhältnismässig hoch und gleichmässig ($+15$ bis $+20^\circ \text{C}$). Im Freien war sie wohl auch während des Tages gleich hoch, sank aber während der Nacht ziemlich tief (bis zu $+2^\circ \text{C}$). Das Licht war im Zimmer viel schwächer als im Freien. Nach Messungen, die ich mit einem für photographische Zwecke konstruierten Belichtungsmesser gemacht habe, war die Lichtstärke hier nur $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ von der Intensität des direkten Sonnenlichtes.

Nach den Untersuchungen, die ich bis jetzt ausgeführt habe, scheint das Licht hier jedenfalls die grösste Rolle zu spielen. Die Unterschiede der Blattfarbe zwischen den im Zimmer und im Freien kultivierten Pflanzen können sehr wohl durch die Unterschiede in der Belichtung erklärt werden.

Das erste Experiment, den Einfluss des Lichtes auf das Vergilben von *lutescens*-Pflanzen zu untersuchen, wurde mit fünf solchen Pflanzen aus einer der spaltenden F_3 -Parzellen im Frühling dieses

Jahr ausgeführt. Die Pflanzen wurden am 10. Mai in kleine Töpfe verpflanzt. Die Blätter dieser Pflanzen waren dann sehr deutlich gelb. Zwei von den Töpfen wurden in mein Sortierungszimmer gestellt, an eine Stelle ziemlich weit vom Fenster entfernt, wo das Licht ganz schwach war. Nach ein paar Tagen waren die schon entwickelten Blätter dieser Pflanzen merkbar grüner geworden; die Pflanzen fingen wieder an zu wachsen, und die neuen Blätter, die hervorkamen, waren grün gefärbt. Die übrigen Pflanzen liess ich während des Tages im Freien, in direktem Sonnenlichte stehen. Jeden Abend wurden sie aber um der draussen eintretenden ziemlich starken Temperatursenkung während der Nacht zu entgehen, in das Sortierungszimmer neben den oben erwähnten Pflanzen aufgestellt. Nach sieben Tagen waren die Blätter dieser Pflanzen so gut wie rein gelb und fingen an den Spitzen an weiss zu werden und zu verwelken. Nach 14 Tagen war die eine der Pflanzen eingegangen. Die zwei übrigen lebten noch, waren aber sehr schwach. Ein paar Tage später gingen auch diese Pflanzen ein. Die Pflanzen, die die ganze Zeit im Zimmer standen, waren noch grün. Ihre Farbe war jedoch etwas heller als bei normalen Kontrollpflanzen, die ich auch im Zimmer gezogen hatte (vergl. S. 172).

Schon dieser kleine Versuch liess vermuten, dass das Verschwinden des Chlorophylls von der Intensität der Belichtung abhängig ist und nur in starkem Lichte stattfindet. Dies geht aber noch deutlicher aus folgendem Experiment hervor. Für dieses wurden am 10. Mai Körner von 12 F_2 -Pflanzen aus der Kreuzung Novahafer \times Glockenhafer III in mit Gartenerde gefüllten Holzkästchen ausgesät. Die Kästchen liess ich zuerst im Sortierungszimmer in schwachem Lichte stehen. Schon nach vier Tagen waren die ersten Keimlinge zu sehen, und am 17. Mai waren die Keimpflanzen sämtlicher Nummern gut aufgegangen. Das erste Blatt war bei allen Pflanzen grün.

Die Kästchen wurden nun ins Freie gestellt. Sechs davon liess ich in direktem Sonnenlichte stehen. Die übrigen wurden daneben gestellt, aber unter drei übereinander gelegte Mistbeetfenster, welche an den vier Ecken von kleinen Holzpfählen getragen wurden. Durch das Fensterglas wurde das Licht beträchtlich abgeschwächt. Mit dem Belichtungsmesser wurde festgestellt, dass es im Freien 4—5 Mal so stark war, wie unter den Fenstern. In direktem Sonnenlichte wurde das lichtempfindliche Papier des Belichtungsmessers nämlich in 2—3 Sekunden in der Stärke der Standardfarbe geschwärzt. Unter den Fenstern dauerte das aber 10—11 Sekunden. Die Temperatur war

gewöhnlich in den beiden Versuchen dieselbe. Nur zur Mittagszeit konnte sie in direktem Sonnenlichte ein paar Grade höher sein, als unter den Fenstern. Am ersten Tage, nachdem die Pflanzen im Freien aufgestellt waren, war es sehr schönes Wetter. Nur dann und wann wurde die Sonne von kleinen Wolken verdeckt. Schon am Abend konnte ich feststellen, dass in drei von den Kästchen, die in direktem Sonnenlichte standen, Pflanzen vorkamen, die etwas heller grün waren als die übrigen, und nach zwei Tagen waren die Blattspitzen dieser Pflanzen sehr deutlich gelb. Nach 8 Tagen (am 26. Mai) waren die Blätter rein gelb und fingen an zu verwelken. Die gelben Pflanzen wurden jetzt gezählt. In zwei Fällen war die Spaltung 3 : 1 (207 : 60 bzw. 180 : 66) und in einem Falle 15 : 1 (300 : 24).

Die Pflanzen, die unter den Fenstern standen, waren noch grün, obgleich die Farbe bei einigen etwas heller war, als bei den übrigen. Die Fenster wurden jetzt weggenommen, sodass auch diese Pflanzen direktem Sonnenlichte ausgesetzt wurden. Schon nach zwei Tagen konnte auch hier in vier der Kästchen das Vergilben bei einigen *lutescens*-Pflanzen festgestellt werden. Leider wurden die Spaltungszahlen nicht notiert. Die *lutescens*-Pflanzen blieben verhältnismässig lange am Leben, länger als einen Monat, was möglicherweise dadurch verursacht wurde, dass sie von den übrigen normalen, jetzt ziemlich gross gewordenen Pflanzen beschattet waren.

Nachdem ich die Spaltung von denjenigen Pflanzen, die anfänglich in direktem Sonnenlichte standen, festgestellt hatte, wurden 6 *lutescens*-Pflanzen und drei normal grüne in Blumentöpfe verpflanzt. Die Töpfe liess ich zuerst in meinem Sortierzimmer stehen, wo das Licht noch schwächer war als unter den Mistbeetfenstern. Am 7. Juni hatten die Blätter der *lutescens*-Pflanzen wieder eine grünliche Farbe angenommen, und neue Blätter fingen an ausgebildet zu werden. Eines der Kästchen wurde jetzt draussen unter die Fenster gestellt. Am 27. Juli wurde notiert, dass alle *lutescens*-Pflanzen, die unter den Mistbeetfenstern standen, jetzt grün waren, obgleich etwas heller als die normalen. Sie wuchsen gut und hatten 4—5 Blätter. Da sie zu gross waren, um in einem Topf zusammen zu stehen, wurden sie jetzt jede in einen besondern verpflanzt. Zwei *lutescens*-Individuen und ein normales wurden nach dem Verpflanzen in direktes Sonnenlicht gestellt, um zu untersuchen, ob die *lutescens*-Pflanzen auch in einem späteren Entwicklungsstadium vergilben können. Schon nach einem Tag (neun Stunden Sonnenschein) waren die Blätter merkbar blasser geworden, und drei Tage später waren mehrere davon verwelkt.

Die übrigen Pflanzen wurden an das gegen Norden gelegene Fenster meines Schreibzimmers gestellt. Diese Pflanzen leben noch, und die normalen sind schon zur Rispenbildung gekommen. Die *lutescens*-Pflanzen, deren Blätter etwas heller grün sind (vergl. S. 172), wachsen langsamer und sind nicht so kräftig wie die normalen (vergl. Fig. 2). Wahrscheinlich hängt das damit zusammen, dass sie infolge ihrer gelblichen Farbe nicht so stark assimilieren können, wie die normalen. Durch Untersuchungen von PLESTER (1912, S. 296) ist nämlich festgestellt worden, dass die CO_2 -Assimilation hellgrüner Varietäten geringer ist als die des grünen Normaltypus.

Ähnliche Versuche sind im vergangenen Sommer und Herbst mehrmals ausgeführt worden und mit demselben Erfolg. In direktem Sonnenlichte vergilbten immer die *lutescens*-Pflanzen und gingen relativ schnell ein, während sie in schwachem Lichte am Leben blieben und ihre grüne Farbe behielten. Da das Vergilben unabhängig davon, bei welcher Temperatur zwischen $+2$ und $+25^{\circ}C$ die Versuche ausgeführt worden sind, zustande kommt, und da die

Verhältnisse im übrigen für die stark und schwach belichteten so weit wie möglich identisch waren, kann man schon aus diesen Experimenten den Schluss ziehen, dass das Vergilben der *lutescens*-Sippe von der Intensität des Lichtes abhängig ist.

Wie hoch die maximale Lichtstärke ist, die eine *lutescens*-Pflanze vertragen kann, ohne einzugehen, habe ich noch nicht sicher feststellen können. In Licht, das nur $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ so stark ist wie direktes Sonnen-



a

b Photo. Hf. Nilsson.

Fig. 2. a eine *lutescens*-Pflanze und b eine normal grüne. Beide Pflanzen etwa 6 Monate alt. In schwachem Lichte aufgezogen.

licht, ist es mir gelungen *lutescens*-Pflanzen im Freien mehrere Monate am Leben zu behalten. Sie werden aber, wie oben schon hervorgehoben worden ist, immer etwas heller als die normalen und entwickeln sich nicht so kräftig wie diese.

Diesen Winter habe ich angefangen Experimente bei künstlicher Belichtung auszuführen, um zu versuchen, die maximale Belichtung für die *lutescens*-Individuen festzustellen. Es war dabei leider schwierig, hier eine so starke Lichtquelle zu bekommen, dass ein genügend schnelles Vergilben verursacht wurde. Doch gelang es mit einer elektrischen Lampe von 300 Normalkerzen in Töpfen, die in einer Entfernung von 30 cm. von der Lichtquelle standen, nach einigen Tagen ein deutliches Vergilben von *lutescens*-Pflanzen zu erhalten. Ich werde aber hier über diese Versuche nicht näher berichten, da ich sie zuerst in verschiedener Richtung variieren will, sondern will nur ein paar Dinge mitteilen, die in diesem Zusammenhang von Interesse sein können. So habe ich z. B. bei den Versuchen gefunden, dass es auch möglich ist, grüne *lutescens*-Pflanzen, die in schwachem Lichte von $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ der Stärke direktes Sonnenlichts aufgezogen wurden, von normal grünen zu unterscheiden, wenn man nämlich die Pflanzen in durchfallendem Lichte untersucht. Sehr gut gelang es im Lichte einer gewöhnlichen elektrischen Tischlampe. Die *lutescens*-Individuen sahen hier deutlich heller grün aus, als die normal grünen, auch wenn sie im Tageslichte nicht von diesen zu unterscheiden waren. In dieser Weise ist es mir diesen Winter gelungen, Spaltungen im Material, das im schwachen Lichte meines Arbeitszimmers gezogen wurde, festzustellen. Auch in schwachem Lichte ist also ein Unterschied zwischen *lutescens*-Individuen und normal grünen vorhanden.

Untersuchungen die ich über den Chlorophyllgehalt solcher in schwachem Lichte gezogenen Pflanzen ausführte, haben ergeben, dass er bei den *lutescens*-Pflanzen nur etwa halb so gross ist, wie bei Pflanzen des Normaltypus. Und das gilt nicht nur für die grünen Chlorophyllkomponenten sondern auch für die gelben, die prozentuell gleich stark herabgesetzt zu sein scheinen, wie die grünen. Zu bemerken ist, dass die gelben Farbstoffe, auch wenn das Vergilben ziemlich weit gegangen ist, etwa in demselben Prozent wie die grünen abgenommen haben. Dass die *lutescens*-Individuen doch gelblicher erscheinen als die normal grünen und nicht nur schwächer grün, beruht darauf, dass die grünen Farbstoffe des Chlorophylls in verdünnten Lösungen auch eine gelblichgrüne Farbe haben.

Nach diesen Beobachtungen müsste die *lutescens*-Sippe also nach

der Terminologie von CORRENS (1918, S. 137—240) als eine *chlorina*-Sippe zu bezeichnen sein. Da diese Sippe von den gewöhnlichen *chlorina*-Sippen von *Mirabilis Jalapa* und anderen sich durch ihr Vergilben in starkem Lichte unterscheidet, habe ich aber diesen Namen nicht benützen wollen, sondern statt dessen die Sippe f. *chlorina lutescens* oder, der Einfachheit halber, nur f. *lutescens* genannt.

ALLGEMEINES.

Durch die zahlreichen genetischen Untersuchungen, die nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze über die Chromatophorenfarben der Pflanzen ausgeführt worden sind, haben wir bekanntlich eine grosse Menge der verschiedenartigsten Chlorophyllsippen kennen gelernt. In dem was jenseits des einfachen genetischen Verhaltens liegt, sind aber unsere Kenntnisse von diesen, wie CORRENS (1918) schon vor ein paar Jahren hervorgehoben hat, gewöhnlich sehr gering. Um die verschiedenen Sippen genau kennen zu lernen wäre es darum sehr zu erwünschen, dass sie auch in anderer Hinsicht studiert werden. Erst wenn ihr anatomischer Bau, ihr Chlorophyllgehalt, das Verhalten ihres Chlorophylls zum Licht u. s. w. untersucht worden sind, wird es möglich, die verschiedenen Sippen miteinander zu vergleichen, um sich über die Identität der Sippen verschiedener Verwandtschaftskreise eine Auffassung bilden zu können¹.

Wollen wir auf dem jetzigen Standpunkt unseres Wissens dennoch versuchen, die neue Chlorophyllsippe, die wir hier kennen gelernt haben, mit anderen schon bekannten zu identifizieren, so wissen wir ja schon, dass die *lutescens*-Sippe in Bezug auf die Zusammensetzung des Chlorophylls zu den *chlorina*-Sippen gezählt werden muss. Von solchen gibt es aber mehrere verschiedene Formen. Bei manchen *chlorinae* hält sich die gelblich grüne Farbe während der Entwicklung wenigstens annähernd konstant. Ausserdem kennt man aber auch in anderen Verwandtschaftskreisen *chlorina*-Sippen, die allmählich vergilben und frühzeitig absterben, wie die *lutescens*-Sippe des Hafers. So hat z. B. CORRENS (1918, S. 242) über eine solche Sippe von *Mirabilis Jalapa* (f. *chlorotica*) berichtet. Die Sämlinge dieser Sippe sind, wenn sie die Kotyledonen entfalten, hellgrün, und die Unter-

¹ Sollte sich jemand dafür interessieren, die hier beschriebene Chlorophyllsippe zum Gegenstand irgend einer Untersuchung zu machen, so werde ich mit Vergnügen Material davon zur Verfügung stellen.

scheidung von gleichaltrigen normalen Sämlingen ist in diesem Stadium nicht leicht. Allmählich wird aber ihre Farbe blasser, und die *chloroticae* gehen schliesslich ein.

In derselben Abhandlung (S. 238) hat CORRENS auch über eine *aurata*-Sippe von *Mirabilis Jalapa chlorina* kürzlich berichtet, bei der die Menge der gelben Farbstoffe während der Entwicklung so zunimmt, dass die älteren, dem vollen Lichte ausgesetzten Blätter »goldig überlaufen« sind. Nach dieser Angabe zu beurteilen scheint es ja, als ob auch hier das Vergilben von der Intensität der Belichtung abhängig wäre. Eine ähnliche Sippe hat EMERSON (1912) bei *Zea Mays* entdeckt, die dann später von MILES (1915, S. 202) und LINDSTROM (1918, S. 25) näher untersucht worden ist. Diese »goldene« Sippe ist als Keimling normal grün. Nach etwa einem Monat fängt die grüne Farbe an zu verschwinden, und die Pflanzen nehmen eine gelbe Farbe an. Die Sippe ist weniger lebenskräftig als der Normaltypus, kann aber doch Samen ausbilden und stirbt nicht wie die *lutescens*-Sippe frühzeitig ab.

Früher wurde ganz allgemein angenommen (vergl. WILLSTÄTTER 1918, S. 8—10), dass das Chlorophyll durch die Einwirkung des Lichtes in der lebenden Zelle zerfällt. Da die Pflanzen jedoch in starkem Lichte gewöhnlich ihre grüne Farbe behalten, musste man indessen auch die Annahme machen, dass es unter normalen Bedingungen ebenso rasch regeneriert wie es zerstört wird. Wäre diese Auffassung richtig, dann läge es ja mit Rücksicht auf die *lutescens*-Sippe und ähnliche Chlorophyllsippn nahe anzunehmen, dass das Ausbleichen dadurch verursacht wird, dass die Chlorophyllbildung bei diesen Sippen in starkem Lichte gehemmt wird. Zu dieser Auffassung ist auch CORRENS aus anderen Gründen gekommen (vergl. CORRENS 1918, S. 242). Nach den Untersuchungen WILLSTÄTTERS (1918) über den Chlorophyllgehalt der Blätter bei Assimilation in starkem Lichte scheint die oben erwähnte Hypothese von der Zerstörung des Chlorophylls für normale grüne Pflanzen aber nicht richtig zu sein. Bei der *lutescens*-Sippe und ähnlichen Chlorophyllsippn, die in Licht vergilben, muss jedoch entweder das Chlorophyll durch das Licht zersetzt werden oder die Chlorophyllbildung gehemmt sein. In letzterem Falle ist wohl, wie CORRENS (1918, S. 243) schon hervorgehoben hat, das Ausbleichen vor dem Absterben als ein Verbrauch der Farbstoffe zu Ernährungszwecken zu denken, ähnlich wie nach STAHL vor dem herbstlichen Laubfall das Chlorophyll zerlegt aus den Blättern gezogen wird.

In Anbetracht der Tatsache, dass die Vergilbung in starkem Lichte so schnell eintritt (vergl. S. 170), scheint es sehr wahrscheinlich

zu sein, dass das Chlorophyll wirklich durch das Licht zerstört wird, entweder weil es selbst »lichtempfindlich« ist, oder infolge Veränderungen, die von dem Lichte in den Zellen verursacht werden. Doch ist es natürlich nicht ausgeschlossen, sondern, vor allem wenn man an das Verhalten des Chlorophylls in mittelmässigem Lichte denkt, sehr naheliegend, dass die Vergilbung durch Hemmung der Chlorophyllbildung verursacht werden kann. Weitere Untersuchungen über das Chlorophyll dieser Chlorophyllsippen und über die Bedingungen für seine Bildung und Zerstörung in den Zellen sind aber nötig, um die näheren Ursachen des Vergilbens feststellen zu können.

Svalöf, Dezember 1921.

SUMMARY.

Some genetical and physiological data obtained in the course of study of a remarkable form (f. *lutescens*) of cultural oat are presented in the above. The plant in question becomes yellow when exposed to bright light and dies within few weeks. It was found in 1920 in the F_2 -generation from crosses between the new Danish Novahavre (a Probsteier variety) and black oats belonging to the type grown in the middle part of Sweden (Klockhavre II and III, Stormogulhavre and Fyrishavre). The seedlings have at first the normal green colour but turn yellow after a short time when grown in the field and die within a few weeks.

The parents and the F_1 -generation of the crosses in question were all green. F_2 showed segregation in about 1 yellow and 70 green. Analyses of F_2 and F_3 (tables 1—4) have shown that segregation takes place in the ratio 63 : 1. It is brought about by three homomeric factors which show free combination each producing the green colour also in the heterozygous state.

Another explanation of the segregation has also been tried, viz. the assumption of only two homomeric factors, *A* and *B*, which repel each other inducing the formation of the combinations *Ab* and *aB* three times the number of *AB* and *ab* (see pag. 152). This explanation, however, had to be rejected on account of the distribution of the plots in F_3 .

The plots segregation in F_3 in 15 : 1 and especially the plots segregation in 3 : 1 did not quite reach the number to be expected. The deficient number of the latter ones is believed to arise through the

circumstance that the uni-factorial heterozygotes are less vital than than the rest of the combinations. The validity of this belief is strengthened by the fact that the chlorophyll becomes partially destroyed in a certain period of the development of the plants causing yellow spots. This naturally weakens the plants. However, the normal green colour is recovered after some time.

The fact of a real change in dominance here presented increases the interest of the observations.

The distribution of the different factors in the parent types has not yet been determined. The light green colour of Novahavre is supposed to indicate the presence of only one chlorophyll factor in this type.

No plants defect of chlorophyll have been found in the crosses made between other Probsteier varieties and the black oats from the middle part of Sweden (see pag. 164), or between these Probsteier varieties and Novahavre, a fact which goes to show that the ordinary white Svalöf varieties contain at least two of these chlorophyll factors.

The fact that *lutescens*-plants have not been found until now in Svalöf is easily explained if the assumption made by the writer that the Novahavre is uni-factorial while the black oats in middle Sweden are di-factorial is correct. Probsteier varieties or black oats from middle Sweden have in most cases been used in the combination work, at least as one of the parents. The fact that *lutescens*-plants have not yet been obtained as so called loss mutation is also believed to be due to the homomeric nature of this chlorophyll character.

Experiments performed at varying light intensities have further shown that the yellowing of the *lutescens*-plants takes place only in bright light. In subdued light, for instance $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ of the intensity of the direct sunlight, the green colour is retained although somewhat less dark than in plants with normal green colour. The quantity of chlorophyll in these plants — even in light of very low intensity — has also been found to be less than in the normals. This is true not only of the green colouring matters but also of the yellow.

ZITIERTE LITERATUR.

1. CORRENS, C. 1918. Zur Kenntnis einfacher mendelnder Bastarde. Sitzungsber. d. preuss. Akad. d. Wiss. 1918, S. 221—268.
2. — 1919. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. *Capsella bursa pastoris albobariabilis* und *chlorina*. Ibid. 1919, S. 585—610.

3. CORRENS, C. 1920. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. V. *Mercurialis annua versicolor* und *xantha*. Ibid. 1920, S. 232—240.
4. DAHLGREN, O. 1921. Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen *Barbarea vulgaris*. Hereditas, Bd II, S. 88—98.
5. EMERSON, R. A. 1912. The inheritance of certain forms of chlorophyllreduction in corn leaves. Ann. Rep. Nebraska Agr. Exp. Station. 25, S. 89—105. [Nach MILES (1915) zitiert].
6. GÄSSNER, G. 1915. Über einen Fall von Weissblättrigkeit durch Kältewirkung. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd 33, S. 478—486.
7. HERIBERT-NILSSON, N. 1916. Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd 34, S. 870—880.
8. IKENO, S. 1917. Variegation in Plantago. Genetics, Bd 2, S. 390—416.
9. JOHANNSEN, W. 1913. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2. Aufl. Jena.
10. KIESSLING, L. 1914. Selektions- und Bastardierungsversuche mit weissbunten Pferdebohnen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, Bd 2, S. 313—338.
11. LINDSTROM, E. W. 1918. Chlorophyll inheritance in maize. Memoir 13. Cornell University Agr. Exp. Stat. S. 1—68.
12. MILES, FR. C. 1915. A genetic and cytological study of certain types of albinism in maize. Journ. of Genetics, Bd 4, S. 193—214.
13. NILSSON-EHLE, H. 1906. Kort sammanställning af resultaten från Utsädesföreningens jemförande försök med olika hafresorter 1893—1905. Sveriges Utsädesförenings tidskrift, Jahrg. 16, S. 63—71.
14. — 1913. Einige Beobachtungen über erbliche Variationen der Chlorophylleigenschaft bei den Getreidearten. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre, Bd 9, S. 289—300.
15. — 1916. Svalöfs Klockhafre III. Sveriges Utsädesförenings tidskrift, Jahrg. 26, S. 218—231.
16. — 1920. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. Hereditas, Bd I, S. 277—311.
17. PLESTER, W. 1912. Kohlensäureassimilation und Atmung bei Varietäten derselben Art, die sich durch ihre Blattfärbung unterscheiden. Cohns Beiträge, Bd II, S. 249—304.
18. RASMUSON, H. 1920. Die Hauptergebnisse von einigen genetischen Versuchen mit verschiedenen Formen von *Tropæolum*, *Clarkia* und *Impatiens*. Hereditas, Bd I, S. 270—276.
19. RASMUSON, J. 1920. Mendelnde Chlorophyllfaktoren bei *Allium Cepa*. Hereditas, Bd I, S. 128—134.
20. THROW, A. H. 1917. On »albinism» in *Senecio vulgaris* L. Journ. of Genetics, Bd 6, S. 65—74.
21. VESTERGAARD, H. 1921. Beretning om Planteavlén paa Lolland-Falster 1920, S. 10—12. Nykjobing.
22. WILLSTÄTTER, R. und STÖLL, A. 1918. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin.
23. ÅKERMAN, Å. 1918. Kort sammanställning av resultaten av i södra och mellersta Sverige under de senaste åren utförda sortförsök med havre. Sveriges Utsädesförenings tidskrift, Jahrg. 28, S. 26—55.

STUDIES ON MENDELIAN FACTORS IN *AQUILEGIA VULGARIS*

BY KARL B. KRISTOFFERSON

LUND

JUDGING from the genetical literature *Aquilegia* has been the object of genetical investigations only to a small degree. MENDEL has made bastards in *Aquilegia* but, unfortunately, he has not left any report of his experiments. BAUR (1910, 1919) has investigated the inheritance of some chlorophyll-variations, and he has also made species hybrids (which showed segregation in F_2). As to the latter experiments I have not seen any detailed report. Nobody has investigated the inheritance of the flower colour, so far as I know.

It is rather curious that so little work has been done on *Aquilegia* as this species is very suitable for genetical experiments. When isolated with parchment bags it is perfectly autogamous, and each flower yields a large number of seeds. It has further all the advantages of a perennial; it is possible to grow the original parent plants and bastards for many years for comparison. To this must be added the advantages of the annual. Thus, when the seeds are sowed immediately after their harvesting the plants will flower the following summer. I

TABLE 1. Segregation in D_2 . D_1 -plant $BbRr$.

Flower colour	Dark-blue	Red	Light-blue	White
Obs.	22	9	7	2
Theoret.	$9 + 1,023$	$3 + 0,946$	$3 + 0,946$	$1 + 0,587$
Obs. pro 16	8,80	3,60	2,80	0,80
Deviation (D)	- 0,20	+ 0,60	- 0,20	- 0,20
D/M_k	0,166	0,634	0,211	0,341

have this statement from gardeners, in any case, though I myself have made no attempt in this direction.

My experiments begun in 1915. This year several plants of *Aquilegia vulgaris* were isolated in the Botanical Garden of Lund. Some crosses were also made. Some of the isolated plants bred true in later generations, while other showed segregation; it is especially upon one of these latter ones I have worked further. Seeds from the parchment bag isolations and from the crossings were sowed the following year but, the locality being unsuitable, only few plants flowered in 1917, and therefore the examination of the material was put off till 1918.

THE INHERITANCE OF THE FLOWER COLOUR.

When the D_2 -generation¹ of one plant with self-coloured dark-blue flowers was examined it was found that the flower colour showed segregation in 22 dark-blue, 9 red (red violet), 7 light-blue and 2 white. It is at once seen that this segregation is a dihybrid one due to two factors. The factor B gives the light-blue colour, and the factor R the red. B together with R gives the dark-blue colour, and when both factors are absent white colour results. The genetical formulae of the original plant was $BbRr$ and the segregation in D_2 must be : dark-blue, red, light-blue and white in the ratio 9 : 3 : 3 : 1. The ratio observed 8,8 : 3,6 : 2,8 : 0,8 pro 16 agreed very well with the theoretical one, as shown in table 1.

Some of the D_2 -plants bred true in D_3 ; other showed segregation. Table 2 shows the distribution of the true-breeding and the segregating D_3 -lines. The observed and the theoretical values agree very well.

The tables 3—7 show the segregation of the colour in the segregating D_3 -lines. The correspondence between the theoretical and the observed values are also here rather good; in all cases the deviation is smaller than its standard error.

This colour segregation is rather unique. Pure blue flower colour together with violet and light-blue do not occur, as a rule. When a variety is blue it is generally found to be a recessive and not the type, which HALLQVIST (1921) also remarks in his paper on *Lupinus*. So far as I know HALLQVIST and VESTERGAARD (1919) are the only investigators who have found a synthesis of blue colour from crossings

¹ Following HERIBERT-NILSSON (1920) the progeny of one single plants is here called D_1 , D_2 etc.; P_1 , P_2 , F_1 , F_2 etc. are reserved for crossings.

TABLE 2. *Number of segregating and true-breeding D₃-lines.*

Colour of D ₂ -plants.	D ₃ -lines	Obs.	Theoret.	Number of individ.
Dark-blue	Dark-blue constant	1	1,11	79
»	Segregation in dark-blue, red, light-blue, white	5	4,44	255
»	Segregation in dark-blue and red	2	2,22	27
»	Segregation in dark-blue and light-blue	2	2,22	91
Red	Red, constant	2	2,00	143
»	Segregation in red and white	4	4,00	313
Light-blue	Light-blue, constant	1	1,67	13
»	Segregation in light-blue and white	4	3,33	23
White	White, constant	1	1,00	20

between violet and bluish red types. These types, however, are not phenotypically identical with *Aquilegia*'s. My red form is most like the bluish red of *Lupinus*, and my light-blue resembles the diluted

TABLE 3. *Segregation of flower colour in D₃. D₂-plants BbRr.*

Field-number	3	4	8	11	14	Total	Obs. pro 16	Theoret.	Deviat. (D)	D/M _k
Dark-blue	41	12	21	55	26	155	9,29	9 + 0,486	0,29	0,60
Red	12	7	4	19	12	54	3,24	3 + 0,382	0,24	0,63
Light-blue	5	6	7	16	5	39	2,34	3 + 0,382	0,36	0,94
White	3	3	1	11	1	19	1,14	1 + 0,237	0,14	0,59

TABLE 4. Segregation of flower colour in $D_3 \cdot D_2$ -plants *BbRR*.

Field number	12	13	Total	Obs. pro 4	Theoret.	Deviat. (D)	D/M _k
Dark-blue	9	16	25	3,13	3 + 0,306	0,13	0,42
Red	3	4	7	0,87	1 + 0,306	0,13	0,42

TABLE 5. Segregation of flower colour in $D_3 \cdot D_2$ -plants *BBRr*.

Field number	5	7	Total	Obs. pro 4	Theoret.	Deviat. (D)	D/M _k
Dark-blue	11	60	71	3,12	3 + 0,191	0,12	0,63
Light-blue	1	19	20	0,88	1 + 0,191	0,12	0,63

TABLE 6. Segregation of flower colour in $D_3 \cdot D_2$ -plants *bbRr*.

Field number	19	20	23	24	Total	Obs. pro 4	Theoret.	Deviat. (D)	D/M _k
Red	60	48	98	30	236	3,02	3 + 0,098	0,02	0,16
White	20	15	32	10	77	0,98	1 + 0,098	0,02	0,16

TABLE 7. Segregation of flower colour in $D_3 \cdot D_2$ -plants *Bbrr*.

Field number	27	28	29	30	Total	Obs. pro 4	Theoret.	Deviat. (D)	D/M _k
Light-blue	9	15	35	26	85	3,01	3 + 0,163	0,01	0,06
White	4	1	12	11	28	0,99	1 + 0,163	0,01	0,06

blue of *Lupinus*. Further, my dark-blue form is much darker than the pure blue in *Lupinus*. As in *Lupinus* no trace of violet is seen in the blue colour of the *Aquilegia* flower.

The white type shows a similar peculiarity as that of *Lupinus*. The white flowers have also here a faint »ghoast-colour», especially to be seen in the tip of the spur; but it is much less distinct in *Aquilegia*, however.

HALLQVIST holds that this »ghost-colour» depends upon the presence in the white type of a factor for chromogen which is not able to develop colour in the young flowers because of the absence of oxydase in the cell sap. Protoplasmatic oxydase will enter into the vacuole when the flower becomes older, and in co-operation with the vacuolar chromogen colour is now developed. It is true that in *Aquilegia* no fundamental colour factor has been found as is the case in *Lupinus* but, nevertheless, it is quite possible that the »ghost-colour» depends upon a similar cause. The white flowering *Aquilegia* develops anthocyan in its vegetative parts as a rule.

PLEIOTROPISM OF THE FLOWER COLOUR FACTORS.

The anthocyan colour in the vegetative parts of the plants shows an interesting correspondence to the flower colour. Thus, the dark-blue and red flowering plants develop anthocyan on the upperside and the underside of the leaves, whereas the light-blue and the white types have the anthocyan located on the underside of the leaves. Both types have also anthocyan in the stem and in the leaf stalk. The intensity of the red anthocyan colour is also rather different. It is much darker in the dark-blue and the red forms. In summer it is almost impossible to discover any red colour in the leaves of the light-blue and the white types, while it is very easy to see in the dark-blue and red forms. Any difference in the development of anthocyan in the light-blue and the white plants is not to be seen. Consequently, the stronger or weaker development of the anthocyan is due to the red factor *R*. The light-blue factor *B* does not exercise any influence at all. Thus the white flowering *Aquilegia* is not even to the same degree as the white flowering *Lupinus* a »pure albino-form», although the latter is the case with other white types.

When examining a *D*₃-line, that segregates in red and white flower colours, it is at once seen that the white flowering plants are much lower in stature than the red plants.

In order to set down the correspondence between the height of the stems and the colour factors I have measured and calculated the segregating *D*₃-lines. It is possible that the segregation of the stem-height is due to special stem-height factors to a certain degree. If the number of true breeding *D*₃-lines is too small, as is the case here, these factors might have so strong an influence on the means of the stem-height that the pleiotropical effect of the flower colour factors

will be concealed. The disturbing influence of these factors may be avoided by measuring the segregating lines, of course.

The tables 8—12 show the variation of the height of the stem in the types of segregation. The difference in height between the red and dark-blue, and between the light-blue and white is striking.

Though the number of individuals is rather small a statistical examination has been made of the differences in height between the colour types; I considered it necessary to examine the effect of each factor separately.

TABLE 8. *The variation of the height of the stem in D_3 .
 D_2 -plants BbRr.*

Flower colour.	Height of the stem in cm.						Total	Mean	Standard error $\epsilon(M)$
	50	60	70	80	90				
Dark-blue	4	27	47	36	13	2	129	67,6	0,92
Red	—	3	14	7	4	—	28	69,3	1,63
Light-blue	7	12	9	4	—	—	32	58,1	1,68
White	1	7	6	2	—	—	16	60,6	1,97

TABLE 9. *The variation of the height of the stem in D_3 .
 D_2 -plants BbRR.*

Flower colour.	Height of the stem in cm.				Total	Mean
	70	80	90			
Dark-blue.....	1	5	13	4	23	83,7
Red.....	—	4	3	2	9	82,8

The effect of the presence of the red factor contra its absence is to be seen in the tables 8 and 11. In tab. 8 the average of the stem-height of the red flowering plants is $69,3 \pm 1,63$ and of the white flowering $60,6 \text{ cm.} \pm 1,97$. The difference is $8,7 \text{ cm.} \pm 2,56$ which gives the value of difference : standard error $[D : \epsilon(D)] = 3,40$. In table 11 the difference of the means of the red and the white flowering plants is $8,6 \text{ cm.} \pm 1,65$, and $D : \epsilon(D) = 5,22$. Thus the differences in both cases are more than 3 times their standard error; consequently

the presence of the red factor R has an increasing effect upon the stem-height.

The result of the light-blue factor on the stem-height is to be seen in tables 8 and 12. The differences in stem-height between the light-blue and white give (table 8) the value 2,5 cm. \pm 2,46, and

TABLE 10. *The variation of the height of the stem in D_3 .
 D_2 -plants BBRR.*

Flower colour.	Height of the stem in cm.				Total	Mean
	50	60	70	70		
Dark-blue.....	—	13	14	5	32	62,5
Light-blue	4	4	2	—	10	53,0

TABLE 11. *The variation of the height of the stem in D_3 .
 D_2 -plants bbRR.*

Flower colour.	Height of the stem in cm.							Total	Mean	Standard error $\varepsilon(M)$
	50	60	70	80	90	100	100			
Red	1	2	15	61	73	42	6	200	82,7	0,73
White	2	7	12	25	14	6	—	66	74,1	1,48

TABLE 12. *The variation of the height of the stem in D_3 .
 D_2 -plants Bbrr.*

Flower colour.	Height of the stem in cm.				Total	Mean	Standard error $\varepsilon(M)$
	50	60	70	70			
Light-blue	18	30	21	3	72	56,3	1,04
White	7	13	8	—	28	55,4	1,35

$D : \varepsilon(D) = 1,01$; from table 12 the difference 0,9 cm. \pm 1,73, and $D : \varepsilon(D) = 0,52$ is obtained. Thus the differences fall within the allowed statistical range, which shows that the factor B has no increasing effect on the stem-height.

The possibility is at hand, of course, that the light-blue factor

together with the red one might exercise such an influence. The difference between the red and dark-blue types in table 8 is 1,7 cm. $\pm 0,54$ and $D:\varepsilon(D) = 0,91$. In table 9 they have about the same average. When examining the height of the light-blue and comparing them with the dark-blue the differences are seen to be about the same as between the white and the red, as seen in table 10. Table 8 gives a difference of 9,5 cm. $\pm 1,92$ with $D:\varepsilon(D) = 4,96$. Between the dark-blue and the white it is 7,0 cm. $\pm 2,18$ with $D:\varepsilon(D) = 3,22$. Thus, the light-blue factor does not exercise any influence on the stem-height, even when present together with the red factor.

Consequently the variation of the stem-height is mainly due to the presence or absence of the red factor *R*. The number of individuals in the *D*₃-lines is rather small but as the variation complies with the statistical demands, and *all* the cases examined point in the same direction the interpretation given here will no doubt be correct.

The flower colour factors have also a very striking influence on the character of the seed-coat. The dark-blue and the red flowering types have a glabrous and shiny seed-coat; the light-blue and white ones a dull and dead-black one. According to a microscopical examination made by Mr. P. OLSSON the shiny appearance is due to a fine curling of the seed-coat; in the dull and dead-black seeds the seed-coat was found to be roughly granulated. Another difference is the colour of the endosperm of the seed, which is much darker in the red and dark-blue plants than in the light-blue and white.

The differences in seed-coat and endosperm also depend on the strong pleiotropical influence of the red factor *R*, whereas the light-blue factor *B* has no visible effect at all on these characters.

TINE TAMMES' (1913) investigations on flax have shown that the flower colour sometimes varies in correlation to the size of the seed and, therefore, I thought it well to find out whether or not a correlation was to be found in *Aquilegia*. TAMMES has measured both the length and the breadth of the seeds, and this is a very good standard of its size, of course. The seeds of *Aquilegia*, however, are rather small and rather troublesome to handle and therefore I considered the average weight of the seeds to be a sufficient good standard of the size of the seed. In order to determine the mean of the seed-weight I weighed at least 300 seeds of each plant. The result was then recounted in the weight of 1000 grains.

When examining the variation of the size of the seeds of the different types of flower colour I made use of the same method as

in the case of the variation of the stem-height. Even here it was possible that special factors for seed-size could have a disturbing influence on the results.

The results of the weighings are presented in the tables 13—15. As the number of individuals was rather small I have only calculated the means and have not made any statistical examination of the certainty of the differences.

TABLE 13. *The variation of the weight of 1000 grains in D₃.
D₂-plants BbRr.*

Flower colour	Weight of 1000 grains in gr.										Total	Mean
	1,10	1,20	1,30	1,40	1,50	1,60	1,70	1,80	1,90			
Dark-blue	—	—	—	1	6	23	41	17	2	1	91	1,64
Red	—	—	—	—	1	2	10	3	0	1	17	1,66
Light-blue	2	10	4	0	1	—	—	—	—	—	17	1,22
White	1	5	2	—	—	—	—	—	—	—	8	1,21

TABLE 14. *The variation of the weight of 1000 grains in D₃.
D₂-plants bbRr.*

Flower colour	Weight of 1000 grains in gr.									Total	Mean
	1,20	1,30	1,40	1,50	1,60	1,70	1,80	1,90			
Red	—	—	1	2	18	25	10	4	2	62	1,64
White	1	7	12	4	0	1	—	—	—	25	1,31

TABLE 15. *The variation of the weight of 1000 grains in D₃.
D₂-plants Bbrr.*

Flower colour	Weight of 1000 grains in gr.					Total	Mean
	1,10	1,20	1,30	1,40			
Light-blue	3	12	10	2	1	28	1,20
White	1	9	7	0	1	18	1,20

It is seen that the weight of the seed is much correlated to the flower colour. The weight of 1000 grains of the dark-blue and the red types is much greater than that of the light-blue and the white. Any difference between the dark-blue and the red, or between the light-blue and the white is not to be seen. Consequently, only the red factor has an increasing influence on the size of the seed. The light-blue factor is quite insignificant in this character.

It is true, one may remark as to my discussion of the correlation between the flower colour and the size of the seeds that the number of individuals is too small. However, all the observations point in the same direction. Further, they are in agreement with the above mentioned cases of pleiotropism of the red factor and, therefore, I think my interpretation is correct.

The investigation of the pleiotropism of the red factor is probably not complete. On the contrary, it is very probable that the factor *R* has a great influence upon other parts of the plant. Thus the white flowers are not as large as the red, and their stems are presumably thinner. However, I had no occasion to investigate these characters.

In *Linum* TAMMES (1915) has found that the germination of the white flowering plants, which had the factor *C* present, was very poor. This is not the case in *Aquilegia*, however. This form germinates as good as the coloured types. They agreed in this respect with the white form of *Linum* which has the factor *B* while the factor *C* is absent.

HALLQVIST (1921) classifies the cases of pleiotropism in two classes, the isophene and the heterophene. In the first case the factor has a similar effect in different parts of the plant. The power of the red factor in *Aquilegia* of developing anthocyan in the flower as well as in the vegetative parts of the plant is then an isophene type of pleiotropism.

The heterophene pleiotropism shows different effect in the different organs. The flower colour factor *C*, found by TAMMES (1916) in *Linum*, belongs to this latter group. The petals become crisp and more narrow, and the seeds lose their vitality when this factor *C* is present without the other fundamental colour factor, i. e. *B*. The red vein factor in *Oenothera*, discussed by HERIBERT-NILSSON (1915), also belongs here. Mention should also be made of the fatuoid and speltoid mutations in oats and wheats and the yellow colour factor in oats, which inhibits the formation of bristles (NILSSON-EHLE 1911, 1914 and 1917). Additional examples are easily found. We have

found in the above that the red factor *R* in *Aquilegia* has also such an effect. This factor shows then both isophene and heterophene pleiotropism. However, an absolute coupling between two factors is also able to give the impression of pleiotropism. In the case, cited above, of the inhibiting yellow factor in oats absolute coupling between two factors would also explain the matter. Indeed many cases of supposed heterophene pleiotropism will probably turn out to be coupling phenomena, when closely investigated. Heterophene pleiotropism may of course also exist. The individual observed is the result of the reaction of the »Gesamtgenotypus» with the environment — as JOHANNSEN points out so often — and it appears most probable that a certain factor influences several organs even if it is too vague to be readily seen in some of them. The above experiments do not show, however, whether the heterophene pleiotropism of the red factor in *Aquilegia* is real pleiotropism, or whether it is a case of coupling between the colour factors and the factors for length of the stalk etc.

THE REMAINING SEGREGATIONS INVESTIGATED IN AQUILEGIA.

In addition to the above mentioned factors I have found another factor, *C*, influencing the distribution of colour in the corolla. In a cross between a dark-blue and a white type a F_1 -generation of 35 dark-blue individuals was obtained; 18 of these had the corolla self-coloured, and 17 had the margins of the petals white. The white-margined bred true in F_2 . The progeny of 3 self-coloured F_1 -plants were examined in F_2 . They showed segregation in 63 self-coloured and 20 white-margined; consequently almost exact the ratio 3 : 1. When the factor *C* is present it gives self-colour to the petals; when it is absent the petals become white-margined. The effect of this factor is seen in the dark-blue and the red types, and only these have been used in determining the ratio of the segregation. In the light-blue types it is impossible to see whether the factor *C* is present or not. In the white-flowering plants it has no visible effect at all, of course.

I have also examined some other segregations. I have found no less than 6 nuances of blue and 6 nuances of red in all. They are rather easy to distinguish — the variation seems to be quite discontinuous — but the number of individuals was too small to permit a determination of the genetical factors involved in these complicated segregations.

This analysis is by no means complete. Besides the above mentioned colour-segregations it would have been interesting to make a more complete investigation of the pleiotropism of the colour factors, especially of the red factors. It is possible that the pleiotropical effect is to be found in other parts of the plant. In any case it would have been interesting to investigate a greater number of plants, but as the chance of continuing these experiments is rather small I have thought it best to publish the results already at this stage.

The flower colour in *Aquilegia* corresponds to the following numbers of colour in KLINGSIECK et VALETTE : *Code de Couleurs*, viz. dark-blue = No. 428—429, light-blue = No. 0466—466 and red = No. 571.

SUMMARY.

The following factors for flower colour have been found:

B gives light-blue flower colour.

R gives red flower colour.

If *B* and *R* are both present the flower becomes dark-blue; if they are both absent the flower becomes white.

C develops colour all over the corolla; when absent the petals are white-margined.

The red factor *R* shows the following pleiotropical effect:

a) The leaves become anthocyan coloured on both sides; when the factor *R* is absent the leaves have anthocyan only on the underside.

b) The stem becomes taller.

c) The seed-coat becomes shiny, and the endosperm turns darker. When the factor is absent the seed-coat is dull and dead-black.

d) The 1000-grain weight becomes higher.

The other factors for flower colour do not seem to have any pleiotropical effect.

LITERATURE CITED.

1. BAUR, E. 1911. Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. Zschr. ind. Abst.
2. — 1919. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin.

3. HALLOVIST, C. 1921. The inheritance of the flower colour and the seed colour in *Lupinus angustifolius*. Hereditas II.
 4. HERIBERT-NILSSON, N. 1915. Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. Lunds Universitets Årsskrift.
 5. — 1920. Ein Übergang aus dem isogamen in den heterogamen Zustand in einer Sippe der *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas I.
 6. JOHANNSEN, W. 1913. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena.
 7. MENDEL'S Briefe an C. NÄGELI. Publ. by C. CORRENS in Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig. Kl. XXIX, III.
 8. NILSSON-EHLE, H. 1911. Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. Zschr. ind. Abst. Bd V.
 9. — 1914. Über einen als Hemmungsfaktor der Begrannung auftretenden Farbfaktor beim Hafer. Zschr. ind. Abst. Bd XII.
 10. — 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. Bot. Notiser.
 11. TAMMES, TINE, 1913. Einige Korrelationserscheinungen bei Bastarden. Rec. trav. bot. Néerl. Vol X.
 12. — 1915. Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselbe Art und ihr genetischer Zusammenhang. Rec. trav. Bot. Néerl. Vol. XII.
 13. — 1916. Die gegenseitige Wirkung genotypischer Faktoren. Rec. trav. bot. Néerl. Vol. XIII.
 14. VESTERGAARD, H. A. B. 1919. Iagttagelser vedrørende Arvelighedsforhold hos Lupin, Hvede og Byg. Tidsskr. for Planteavl. Bd 26.
-

ÜBER FREIE KOMBINATION UND KOPPELUNG VERSCHIEDENER CHLOROPHYLLERBEINHEITEN BEI GERSTE

VON H. NILSSON-EHLE

INSTITUT FÜR VERERBUNGSFORSCHUNG, ÅKARP, SCHWEDEN

SEIT 1914 habe ich eine Reihe von Kreuzungen zwischen verschiedenen Chlorophyllmutationen bei Gerste vorgenommen, einerseits um festzustellen, inwieweit diesen Chlorophyllmutationen verschiedene Erbeinheiten zu Grunde liegen, andererseits um vor allem zu untersuchen, ob diese Erbeinheiten mit einander freie Kombination oder Koppelung zeigen. Angesichts der verhältnismässig geringen Chromosomenzahl der Gerste schien es eine lohnende Aufgabe zu sein, hier eine systematische Untersuchung in grossem Maassstabe über Koppelung von Erbeinheiten vorzunehmen, und zwar bei einer Eigenschaft, wo eine Reihe von Mutationen verhältnismässig leicht zu finden ist und wo es vor allem infolge des Hervortretens des betreffenden Merkmales unmittelbar nach der Keimung sich praktisch durchführen lässt, eine ausserordentlich grosse Anzahl von Pflanzenindividuen durchzumustern und zu zählen.

Die betreffenden Chlorophyllmutationen sind von mir in einer früheren Abhandlung (1913) schon teilweise erwähnt. Es wurden zu dieser Untersuchung nur solche Mutationen herangezogen, die stets von der normal grünen Form leicht und sicher zu unterscheiden sind, nämlich weisse, gelbe und chlorina-Mutationen. Ausser den von mir 1913 gesammelten und angebauten Mutationen hat mir Dr. C. HALLQVIST in Landskrona 1919 zwei seiner Mutationen freundlichst zur Verfügung gestellt, eine weisse und eine gelbe.

Insgesamt wurden bisher bei dieser Untersuchung sechs Chlorophyllmutationen mit einander gekreuzt, nämlich:

- a. Weiss 1 (WESTERGAARD; aus zweizeiliger Gerste; vgl. meine Abhandl. 1913).
- b. Weiss 2 (NILSSON-EHLE; aus vierzeil. Gerste; vgl. meine Abhandl. 1913).
- c. Weiss 3 (HALLQVIST; aus zweizeil. Gerste).

d. Gelb 1 (NILSSON-EHLE; aus vierzeil. Gerste).

e. Gelb 2 (HALLQVIST; aus zweizeil. Gerste).

f. Chlorina (NILSSON-EHLE; aus Goldgerste, zweizeilig).

Von diesen Mutationen ist nur die letzterwähnte, die chlorina-Mutation, lebensfähig. Die übrigen bleiben nur durch den Anbau der zugehörigen Heterozygoten (mit der Normalform) weiter erhalten.

Alle Heterozygoten Normalform-Mutation sind normal grün und von der homozygot grünen Normalform nicht zu unterscheiden. Alle diese Mutationen sind m. a. W. typisch rezessiv. Sämtliche Heterozygoten spalten in einfacher mendelscher Weise, 3 grün : 1 nicht-grün.

Die Verbindungen weiss \times weiss und weiss \times gelb lassen sich demnach nur so durchführen, dass in der spaltenden Nachkommenschaft einer gewissen Linie eine Reihe grüner Pflanzen mit grünen Pflanzen der spaltenden Nachkommenschaft einer anderen Linie gekreuzt werden. In dieser Weise wird es der Zufall bald mit sich bringen, dass zwei Heterozygoten mit einander gekreuzt werden, und da jeder Heterozygot nach dem einfachen Schema 1 : 2 : 1 spaltet, wird bei Kreuzung zweier Heterozygoten durchschnittlich ein Viertel der Nachkommenschaft aus der angestrebten Verbindung der betreffenden beiden rezessiven Mutationen bestehen.

Wesentlich einfacher sind alle Kreuzungen mit der lebensfähigen, homozygot angebauten chlorina-Form (weiss \times chlorina, gelb \times chlorina), weil hier nur auf der einen Seite Heterozygoten benutzt werden müssen. Wenn demnach z. B. ein dem Weiss 1 angehöriger Heterozygot mit chlorina gekreuzt wird, muss durchschnittlich die Hälfte der Nachkommenschaft aus der Verbindung weiss 1 \times chlorina bestehen.

In dieser Weise ist es allmählich gelungen, die meisten der 15 möglichen Verbindungen auszuführen, was die folgende Übersicht näher zeigt.

weiss 1 \times weiss 2 ($aB \times Ab$).	weiss 2 \times chlorina ($bF \times Bf$).
» \times weiss 3 ($aC \times Ac$).	weiss 3 \times gelb 1 ($cD \times Cd$)*.
» \times gelb 1 ($aD \times Ad$)*.	» \times gelb 2 ($cE \times Ce$)*.
» \times gelb 2 ($aE \times Ae$).	» \times chlorina ($cF \times Cf$).
» \times chlorina ($aF \times Af$).	gelb 1 \times gelb 2 ($dE \times De$)*.
weiss 2 \times weiss 3 ($bC \times Bc$).	» \times chlorina ($dF \times Df$).
» \times gelb 1 ($bD \times Bd$).	gelb 2 \times chlorina ($eF \times Ef$).
» \times gelb 2 ($bE \times Be$).	

Sämtliche Kreuzungen wurden ausgeführt; bei den mit * bezeichneten.

neten Fällen wurde die angestrebte Verbindung, infolge zu weniger Nachkommenschaftspflanzen der Kreuzung, noch nicht erreicht. Hoffentlich werden in diesem Jahre diese noch fehlenden Verbindungen erhalten werden.

In bezug auf die drei weissen Mutationen ist es sichergestellt, dass sie alle von einander erblich verschieden sind, d. h. dass die Mutationen durch Veränderung dreier verschiedener Erbinheiten zustande kommen. In jeder Verbindung mit einander ergeben diese weissen Mutationen rein grüne Nachkommenschaft, und in F_2 erfolgt die Spaltung 9 grün : 7 weiss. Ob auch die beiden gelben Mutationen genotypisch verschieden sind, lässt sich vorläufig nicht ganz bestimmt sagen, da die betreffende Verbindung bisher fehlt. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, dass auch hier verschiedene Erbinheiten mit im Spiele sind, weil die beiden gelben bei Kreuzung mit chlorina sich verschieden verhalten. Gelb 1 \times chlorina ($dF \times Df$) ergibt nämlich gelbe Doppelrezessiven (df), die von den gewöhnlichen gelb 1-Pflanzen (dF) nicht zu unterscheiden sind. Bei der Verbindung gelb 2 \times chlorina ($eF \times Ef$) werden dagegen die Doppelrezessiven (ef) bei gewöhnlicher Frühjahrsbestellung im Felde weisslich und von den gelben (eF) sehr deutlich unterscheidbar.

Alle sonstigen bisher gelungenen Verbindungen weiss \times gelb, weiss \times chlorina, gelb \times chlorina ergeben in F_1 normal grün, und in F_2 erfolgt die erwartete Spaltung in die zugehörigen drei Typen (bezw. grün, gelb, weiss; grün, chlorina, weiss; grün, chlorina, gelb).

Für jede Mutation (unter der Voraussetzung, dass auch die beiden gelben verschieden sind) ist also eine Veränderung in je einer selbständigen Erbinheit (A, B, C, D, E, F) verantwortlich. Das »Fehlen« jeder einzelnen dieser Erbinheiten (a, b, c, d, e, f) verursacht, dass das Chlorophyll in zu geringer Menge auftritt oder ganz fehlt. Sämtliche Erbinheiten müssen m. a. W. »vorhanden sein«, damit das Chlorophyll normal entwickelt wird. Auf das Verhalten der Chloroplasten oder auf sonstige innere, anatomische Abänderungen der mutierten Pflanzen werde ich hier nicht eingehen, werde aber dieses Thema später besonders behandeln.

Obwohl nun diese Erbinheiten (und zweifellos manche andere) auf die Chlorophylleigenschaft einwirken und ihre normale Entwicklung in der Weise bedingen, dass wenn nur eine einzige der betreffenden Erbinheiten mutiert ist, die normale Entwicklung des Chlorophylls unterbleibt, so zeigen sie doch in ihrer Vererbungsweise eine so weitgehende Unabhängigkeit von einander, dass wenn man

auf dem Boden der MORGAN'schen Chromosomentheorie steht, eine entwicklungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit der verschiedenen hier in Frage kommenden auf die Chlorophylleigenschaft einwirkenden Erbinheiten sehr schwer vorstellbar ist. Als Regel ergaben nämlich die Kreuzungen bisher so weitgehend freie Kombination, dass die Erbinheiten entweder in verschiedenen Chromosomen oder verhältnismässig entfernt von einander im selben Chromosom gedacht werden müssen.

Wie vorauszusehen war, stösst man jedoch, wenn eine Reihe von verschiedenen Verbindungen bearbeitet wird, recht bald auf sichere, unzweideutige, sogar ziemlich starke Koppelung, obwohl bei meinem Material vorläufig nur *ein* solcher Fall konstatiert wurde. Dieser Fall bezieht sich auf die Erbinheiten *C* und *F*, wo eine ganz zweifellose Koppelung nachgewiesen wurde. Als Beleg hierfür sind die folgenden Tatsachen vorläufig anzuführen.

$$\begin{array}{l} \text{Weiss } 3 \times \text{chlorina} \\ cF \times Cf. \end{array}$$

Generation	Mutterpflanze	Jahr und Nummer	Nachkommenschaft		
			Anzahl von Pflanzen		
			grün	chlorina	weiss
F_1		1920—151	11	—	—
F_2	Grün aus F_1	1921—1031	173	76	90
»	»	» 1032	153	87	74
»	»	» 1036	148	71	51
»	»	» 1037	116	72	53
»	»	» 1039	106	47	40
»	»	» 1041	108	53	25
»	»	» 1042	87	40	39
»	»	» 1043	139	41	71
»	»	» 1044	68	38	38
»	»	» 1045	64	26	19
»	»	» 1046	54	17	22
		Summe	1216	568	522
		Pro 16	8,44	3,94	3,62
		Differenz	— 0,56	+ 0,94	— 0,38
		Theoretische Zahlen	$9 \pm 0,165$	$3 \pm 0,130$	$4 \pm 0,144$

Gene- ration	Mutterpflanze	Jahr und Nummer	Anzahl von Nachkommenschaften 1912			
			Konstant grün	Spaltend grün : chlorina	Spaltend grün : weiss	Spaltend grün : chlorina : weiss
F_3	147 grüne Pflanzen aus 1921—1031	1922—1092—1256	0	9	12	126
Erwartetes Verhältnis bei freier Kombination			1	2	2	4

Bei freier Kombination sollte die Ausspaltung in F_2 im Verhältnis 9 grün : 3 chlorina : 4 weiss stattfinden. Es ist aber sofort auffällig, dass die chlorina-Pflanzen in weit zu grosser Zahl auftreten, was auf Koppelung, mit häufigerer Bildung der Elternkombinationen cF und Cf als der Neukombinationen CF und cf , hindeutet. In F_3 wurde diese Koppelung sicher bestätigt. Statt des bei freier Kombination zu erwartenden Verhältnisses der Nachkommenschaften grüner Pflanzen 1 konstant grün : 2 grün-chlorina : 2 grün-weiss : 4 grün-chlorina-weiss liegt ein vollkommen anderes Verhältnis vor; konstant grün tritt unter 147 Nachkommenschaften kein einziges Mal auf, und auch die monohybrid spaltenden Nachkommenschaften sind viel zu selten im Verhältnis zu den dihybrid spaltenden. Bei Koppelung mit 5 % (statt 50 %) Neukombination würde man in F_3 das Verhältnis 1 : 18 : 18 : 164 bekommen.

Ganz sicher besteht also hier eine bestimmte und nicht eben schwache Koppelung; es wird aber nur durch weiteres Zahlenmaterial möglich sein, näher festzustellen, wie stark etwa die Koppelung ist; denn die vorläufig erhaltenen Zahlen könnten in gewissen Grenzen mit ziemlich abweichenden Koppelungssystemen übereinstimmen.

In allen anderen bisher ausgeführten, teilweise in ausserordentlich grossem Umfange bearbeiteten Verbindungen stimmen die erhaltenen Zahlen mit der Annahme freier Kombination (oder schwacher Koppelung) überein.

Als Beispiel sei die schon 1914 ausgeführte Verbindung weiss 1. × chlorina erwähnt, für welche ein sehr grosses Zahlenmaterial jetzt vorliegt.

Weiss 1 × chlorina
aF × Af.

Gene- ration	Mutterpflanze	N a c h k o m m e n s c h a f t				
		Jahr und Nummer	Anzahl von Pflanzen			
			grün	chlorina	weiss	
F_1		1915	14	—	—	
F_2	Grün aus F_1	1916—1—49	570	205	253	
		Pro 16.....	8,87	3,19	3,94	
		Differenz	— 0,13	+ 0,19	— 0,06	
		Theoret. Zahlen	$9 \pm 0,248$	$3 \pm 0,195$	$4 \pm 0,216$	
			Anzahl von Nachkommenschaften			
			Konstant grün	Spaltend grün : chlorina	Spaltend grün : weiss	Spaltend grün : chlorina : weiss
F_3	43 grüne Pflan- zen aus 1916—4	1919—441—491	4	13	7	19
F_4	1039 grüne Pflan- zen aus 1919— 441—491	ausgekeimt	122	237	235	445
		F_4 Pro 9	1,06	2,05	2,04	3,85
		Differenz.....	+ 0,06	+ 0,05	+ 0,04	— 0,15
		Theoret. Zahlen	$1 \pm 0,087$	$2 \pm 0,116$	$2 \pm 0,116$	$4 \pm 0,139$

Wie die Tabelle zeigt, ist die Übereinstimmung mit den bei freier Kombination zu erwartenden Verhältnissen (in F_2 9 : 3 : 4; in F_3 und F_4 1 : 2 : 2 : 4) ziemlich gut.

Weit schwieriger ist aber zu entscheiden, ob trotz der guten Übereinstimmung mit den bei freier Kombination zu erwartenden Zahlen doch nicht schwache, bezw. sehr schwache Koppelung besteht. Ich werde in dieser kurzen Darstellung darauf nicht eingehen, weil die Auseinandersetzung dieser Frage eine in verschiedene Richtungen gehende Bearbeitung des gesamten Zahlenmaterials erfordert, welche Bearbeitung am besten vorzunehmen ist, sobald alle Verbindungen vorliegen und mit Hinsicht auf das Zahlenmaterial etwa gleich weit vorgeschritten sind.

Weitere Beispiele für mit freier Kombination (oder ev. schwacher

Koppelung) übereinstimmendes Verhalten sind die folgenden Verbindungen mit ihren bisher ermittelten Gesamtzahlen.

Weiss 1 \times *Gelb 2* (*aE* \times *Ae*).

*F*₂ : 320 grün, 100 gelb, 135 weiss.

*F*₃ : 13 konstant grün, 31 spaltend grün-gelb, 30 spaltend grün-weiss, 58 spaltend grün-gelb-weiss. Als nicht geklärte Unregelmässigkeit (ev. neue Mutation) traten in fünf von den in grün-weiss spaltenden Nachkommenschaften ganz vereinzelt gelbe Pflanzen auf.

Weiss 2 \times *Gelb 1* (*bD* \times *Bd*).

*F*₂ : 34 grün, 6 gelb, 18 weiss.

*F*₃ : 4 konstant grün, 8 spaltend grün-gelb, 1 spaltend grün-weiss, 16 spaltend grün-gelb-weiss.

*F*₄ : 64 konstant grün, 129 spaltend grün-gelb, 138 spaltend grün-weiss, 277 spaltend grün-gelb-weiss.

Weiss 2 \times *Gelb 2* (*bE* \times *Be*).

*F*₂ : 363 grün, 148 gelb, 166 weiss.

*F*₃ : 21 konstant grün, 34 spaltend grün-gelb, 29 spaltend grün-weiss, 69 spaltend grün-gelb-weiss.

Weiss 2 \times *chlorina* (*bF* \times *Bf*).

*F*₂ : 1141 grün, 364 chlorina, 482 weiss.

*F*₃ : 91 konstant grün, 165 spaltend grün-chlorina, 156 spaltend grün-weiss, 330 spaltend grün-chlorina-weiss.

*F*₄ : 219 konstant grün, 469 spaltend grün-chlorina, 449 spaltend grün-weiss, 1030 spaltend grün-chlorina-weiss.

Bei dieser Kreuzung liegt bisher das grösste Zahlenmaterial vor.

Gelb 1 \times *chlorina* (*dF* \times *Df*).

*F*₂ : 171 grün, 35 chlorina, 59 gelb.

*F*₃ : 6 konstant grün, 11 spaltend grün-chlorina, 14 spaltend grün-gelb, 29 spaltend grün-chlorina-gelb.

*F*₄ : 75 konstant grün, 172 spaltend grün-chlorina, 161 spaltend grün-gelb, 313 spaltend grün-chlorina-gelb.

Gelb 2 \times *chlorina* (*eF* \times *Ef*).

*F*₂ : 1581 grün, 470 chlorina, 504 gelb, 181 weisslich (*ef*; vgl. oben).

*F*₃ : 92 konstant grün, 169 spaltend grün-chlorina, 229 spaltend grün-gelb, 437 spaltend grün-chlorina-gelb-weisslich.

Bei dieser Verbindung sind jedoch die Zahlen vorläufig nur mit Vorbehalt zu berücksichtigen, weil gewisse Unregelmässigkeiten (Ursache noch nicht geklärt) bei den Spaltungen auftraten.

Die Verbindungen weiss 1 \times weiss 2, weiss 1 \times weiss 3 und weiss 2 \times weiss 3 sind schwieriger zu bearbeiten, weil die drei

genotypisch verschiedenen weissen äusserlich ganz ähnlich sind, so dass stets nur die Spaltung grün-weiss zu sehen ist. Ferner sind die beiden Spaltungsweisen 9 grün : 7 weiss und 3 grün : 1 weiss, besonders bei verhältnismässig geringer Individuenzahl, nicht immer sicher unterscheidbar. Bei freier Kombination soll in F_2 das Verhältnis 9 grün : 7 weiss bestehen. Die 9 grünen verteilen sich dann in F_3 folgenderweise : 1 konstant grün, 4 spaltend im Verhältnis 3 grün : 1 weiss, 4 spaltend 9 grün : 7 weiss.

Annähernd wurden auch bei allen weiss-Verbindungen diese Zahlenverhältnisse gewonnen.

Weiss 1 \times *weiss 2* ($aB \times Ab$).

F_2 : 49 grün, 37 weiss.

F_3 : 8 konstant grün, 14 spaltend im Verhältnis 3 grün : 1 weiss, 3 spaltend grün-weiss, aber zweifelhaft ob im Verhältnis 3 : 1 oder 9 : 7, 11 spaltend im Verhältnis 9 grün : 7 weiss (Gesamtzahl der Pflanzen in diesen 11 Nachkommenschaften 657 grün, 491 weiss = 9,16 grün : 6,84 weiss).

F_4 : 27 konstant grün, 157 spaltend 3 : 1, 16 zweifelhaft, 142 spaltend 9 : 7.

F_5 : 33 konstant grün, 140 spaltend 3 : 1, 7 zweifelhaft, 145 spaltend 9 : 7.

Weiss 1 \times *weiss 3* ($aC \times Ac$).

F_2 : 62 grün, 43 weiss.

F_3 : 3 konstant grün, 26 spaltend 3 : 1, 4 zweifelhaft, 26 spaltend 9 : 7 (Gesamtzahl der Pflanzen in diesen 26 Nachkommenschaften 4310 grün, 3239 weiss = 9,13 grün : 6,87 weiss).

Weiss 2 \times *weiss 3* ($bC \times Bc$).

F_2 : 115 grün : 79 weiss.

F_3 : 8 konstant grün, 25 spaltend 3 : 1, 2 zweifelhaft, 21 spaltend 9 : 7 (Gesamtzahl der Pflanzen in diesen 21 Nachkommenschaften 1955 grün, 1471 weiss = 9,13 weiss : 6,87 grün).

Die Spaltungszahlen der Nachkommenschaften, z. B. bei der Verbindung weiss 1 \times chlorina, stimmen sowohl bei dihybrider als auch bei monohybrider Spaltung meistens mit den erwarteten 9 : 3 : 4, bzw. 3 : 1 überein. Hie und da, und zwar bei fast allen Verbindungen, traten jedoch vereinzelt, offenbare Abweichungen auf, auf deren Erklärung ich jedoch hier, wo die Spaltungszahlen der Pflanzen jeder Nachkommenschaft in F_3 , F_4 usw. noch nicht zusammengestellt wurden, nicht näher eingehen werde. Eine Fehlerquelle mag darin bestehen, dass bei dem ausserordentlich grossen Materiale trotz aller

Vorsicht in seltenen Fällen zwei Pflanzen ganz oder teilweise gemischt wurden, wodurch, z. B. bei Vermischung einer monohybrid spaltenden mit einer dihybrid spaltenden Pflanze, die Zahlenverhältnisse der Nachkommenschaft verschoben werden.

Die Leitung der Auskeimung und Zählung der Pflanzen (deren Gesamtzahl in sämtlichen Verbindungen momentan annähernd 1,5 Million beträgt) war in den Jahren 1920—1922 Fräulein Dr. F. LILIENFELD und Fräulein Dr. L. MÜLLER anvertraut.

So weit die Untersuchung bisher gediehen ist, hat sie demnach gezeigt, dass den sechs bisher gekreuzten Mutationen verschiedene selbständige Erbeinheiten zu Grunde liegen, die nur in einem Falle eine relativ starke, leicht nachweisbare Koppelung zeigen. Sonst stimmen die Zahlenverhältnisse mit der Annahme freier Kombination oder schwacher Koppelung überein.

ZITIERTE LITERATUR.

1. NILSSON-EHLE, H. 1913. Einige Beobachtungen über erbliche Variationen der Chlorophylleigenschaft bei den Getreidearten. Zeitschr. für indukt. Abst.- und Vererbungslehre, Bd. 9, S. 289—300.
-

SELBSTSTERILITÄT INNERHALB KLONEN VON *LYSIMACHIA NUMMULARIA*

VON K. V. OSSIAN DAHLGREN

UPPSALA

(With a summary in English)

ALS ich vor einem Jahrzehnt eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung über die Primulazeen anfang, fand ich bald, dass *Lysimachia Nummularia* gar keine Früchte ansetzte. Unmengen von lebendem und Herbarmaterial habe ich durchmustert ohne dass ich anfänglich eine einzige Frucht auftreiben konnte. Die Pollinationsversuche, die ich anstellte, haben auch ein negatives Resultat ergeben. — Da die betreffende Pflanze sich ausserordentlich leicht auf vegetativem Wege verbreitet, entstand bei mir der Gedanke, dass *Lysimachia Nummularia* selbststeril sei, und dass in Schweden, wenigstens im allgemeinen, jeder Standort mit einem einzigen Klon bewachsen sei.

Ein Studium mehrerer Floren und anderer Literatur zeigte, dass für gewöhnlich das Aussehen der Frucht mit keinem Wort erwähnt wird, auch wenn es bei übrigen *Lysimachia*-Arten angegeben war. In einigen Fällen wird auch ausdrücklich betont, dass die Pflanze keine Frucht ansetzt. So teilt z. B. DECAISNE (1873, S. 194) mit, dass die Pflanze »constamment stérile« ist. MEINSHAUSEN (1878, S. 224) schreibt folgendermassen: »Früchte oder sich entwickelnde Kapseln habe ich an unserer Pflanze nie gesehen«, und KIRCHNER (1888, S. 532): »Obwohl Fremdbestäubung bei der Grösse der Blüten gewiss eintritt, auch spontane Selbstbestäubung leicht möglich ist, bleiben die Blüten doch fast immer steril«. In einer späteren Arbeit (1911, S. 19) wird »die ausschliesslich vegetative Vermehrung« unsrer *Lysimachia* erwähnt. Bei MAC LEOD (1893, S. 444) heisst es: »Bloemen schier nooit vruchtbaar«. Auch DELPINO (1900) weiss offenbar nur von einer vegetativen Vermehrung der Pflanze. MOLISCH (1918, S. 253) zählt die Pflanze zusammen mit einigen Arten auf, die »sich immer oder fast immer durch Knospen und nicht durch Samen vermehren«.

In einigen Floren ist die Frucht doch erwähnt: BERTOLINI (1835, S. 421), ARESCHOUG (1881, S. 129), FIEK (1881, S. 365), BECK VON

MANAGETTA (1892, S. 925), COSTE (1903, S. 536) und ROUY (1908, S. 186). SCHKUHR (1804, Taf. 36) bildet eine Kapsel ab.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die Fruchtbildung der Pflanze eine grosse Seltenheit ist. In einigen der letztgenannten Floren wird dies auch betont. Ich habe grosse Sammlungen von *Lysimachia Nummularia* in Berlin, Lausanne, Genève, Genua, Lund, Uppsala und Stockholm durchmustert und nur von drei Orten junge Früchte gesehen, nämlich: Stiria media, ad fossas pratorum prope pagum Stainz, P. v. TROYER 1905 (A. v. HAYECK, Flora stiriaca exsiccata 465); Bords des fossés de la forêt de Blais, Loir-et-Cher, L. MATHONNET 1861 (Reliquiae Mailleanae 1431) und Schweden, Helgerum im Kirchspiel Vestrum in Småland, S. A. GÖDECKE 1858. Nach Ersuchen erhielt ich später durch Cand. Phil. H. BÄCKSTRÖM eine Frucht vom letztgenannten Ort, die einzige, die er im Jahre 1920 hatte auftreiben können.

WARNSTORF (1896, S. 50) gibt an, dass das Pollen »sehr unregelmässig und in der Grösse veränderlich« sei. Man könnte vielleicht deshalb vermuten, dass die schlechte Fruchtbildung mit einer schlechten Beschaffenheit des Blütenstaubes in Zusammenhang stehe. Ich habe das Pollen nicht näher untersucht, aber die oft konstatierte Sterilität der Pflanze kann nicht auf einer grösseren Untauglichkeit des Pollens beruhen. Vgl. unten!

Wie gesagt, lag die Vermutung nahe, dass die ausgebliebene Fruchtbildung von Selbststerilität herrührt, und im Jahre 1918 habe ich mir vorgenommen die Richtigkeit dieser Hypothese zu prüfen und zwar durch Kreuzung von Exemplaren aus weit auseinanderliegenden Gebieten. Denn auf diese Weise würde man ja vielleicht genotypisch verschiedene Individuen erhalten. *Lysimachia Nummularia* kann ja auch habituell ziemlich ungleichförmig sein, wie z. B. DOMIN (1904) hervorgehoben hat. — Ich habe später gefunden, dass WARMING (1877, S. 120) folgende Äusserung gemacht hat: »Die Antheren stehen allerdings vom Gynöceum etwas ab, aber wenn sie nur ein wenig dagegen gedrückt werden, setzt sich Pollen an der Narbe ab. Dass Selbstpollination jedoch resultatlos bleibt, darauf deutet der Umstand, dass die Pflanze fast immer steril ist¹; DARWIN vermutet auch, dass Kreuzung zwischen Blüten, die in der Nähe von einander wachsen, deshalb unwirksam ist, weil sie im weitesten Sinne Teile von derselben Pflanze sind und darum zu nahverwandt«. Vergebens habe ich diese

¹ In seinem Autoreferat in Just's Bot. Jahresber. (1879, S. 745) sagt WARMING: »Früchte werden doch nie beobachtet«.

Äusserung DARWINS¹ gesucht. HERMANN MÜLLER (1873, S. 349) dagegen hat beiläufig bemerkt, dass die Pflanze steril ist, »vielleicht weil alle Exemplare derselben Gegend Theilstücke desselben Stockes sind«. KERNER v. MARILAUN (1898, S. 363) zählt unsre Pflanze unter einigen Arten auf, »bei welchen die künstlich eingeleitete Autogamie fehlschlägt«.

Von den unten angegebenen Orten in Nord- und Mitteleuropa habe ich Versuchspflanzen erhalten, und nehme ich hiermit die Gelegenheit wahr den Herren, die mir bei Beschaffung des Materials behilflich waren, meinen herzlichen Dank auszusprechen:

Schweden: Ultuna bei Uppsala (spontan),
 Västerås (Botan. Garten des Gymnasiums),
 Lund (Ausserh. d. Bot. Gartens, durch Prof. Dr. H. G. SIMMONS),
 Surte (Kirchspiel Rödbo, durch Prof. Dr. H. NILSSON-EHLE).
 Norwegen: Kristiania (Botan. Garten, durch Dr. R. NORDHAGEN).
 Finland: Helsingfors (Botan. Garten, durch Dr. W. BRENNER).
 Deutschland: Bonn (Botan. Garten, durch Prof. Dr. E. KÜSTER),
 Leipzig (Botan. Garten, durch Prof. Dr. H. MIEHE),
 München (Botan. Garten, durch Prof. Dr. K. GOEBEL).
 Österreich: Wien (Botan. Garten, durch Prof. Dr. R. v. WETTSTEIN).
 Schweiz: Bern (Botan. Garten, durch Prof. Dr. E. FISCHER).

Die Versuchspflanzen wurden an verschiedenen Plätzen im hiesigen botanischen Garten aufgepflanzt, und mit vielen habe ich auch in einem Garten in Sala Parallelversuche angestellt. (In einem Vortrag 1919 habe ich schon das Resultat meiner Untersuchungen dargestellt). Da die Selbstpollinationen (eine allerdings recht kleine Anzahl), die mit den verschiedenen Versuchspflanzen ausgeführt wurden, alle ein negatives Resultat ergaben, hielt ich es nicht für nötig die Blüten vor der artificiellen Kreuzpollination zu kastrieren. Bevor ich die Narbe mit Blütenstaub belegte, habe ich mich erst mit einer Lupe davon überzeugt, dass sie feuchtschimmernd und somit auch empfängnisfähig war. Die behandelten Blüten habe ich mit Fäden in verschiedener Farbe oder aus verschiedenem Material umbunden. Während der Postfloration beugt sich der Blütenstiel zum Boden, und

¹ In »The effects of cross and selffertilization in the vegetable kingdom» 1876, ist *Lysimachia Nummularia* nicht erwähnt, und in »The variation of animals and plants under domestication» 1868, vol. 2, S. 170 wird nur mitgeteilt, dass Früchte äusserst selten sind.

deswegen war es manchmal sehr mühsam später alle bezeichneten Blüten in dem dichten Blattgewirr wiederzufinden. Viele konnte ich auch nicht finden, was aus der Tabelle hervorgeht. Die Versuche sind in den Jahren 1918 und 1919 gemacht, und im Grossen und Ganzen mit demselben Resultat. Annähernd 800 Blüten habe ich polliniert. Leider wurden zwei Kulturen aus Versehen von den Gartenarbeitern weggejätet. Im Spätherbst, wo die Früchte am besten entwickelt sind, wurden die Pflanzen einer Generalmusterung unterzogen. Meine Versuchsergebnisse teile ich hier in Tabellenform mit.

Nr.	Jahr	Herkunft der Pflanzen	Pollinierte Blüten	Zahl d. Früchte	Ausgebliebene Fruchtbildung	Nicht wiedergefundene	Anmerkungen
1 a_1	1918	Ultuna \times Lund.....	15	—	10	5	
a_2	1919	» \times »	27	—	22	5	
b	1918	Lund \times Ultuna.....	6	—	4	2	
2 a	1919	Ultuna \times Surte.....	8	—	5	3	Pollen alt
b	1919	Surte \times Ultuna.....	3	—	3	—	Standort sehr trocken
3 a_1	1918	Ultuna \times Kristiania ...	15	2	12	1	Früchte klein
a_2	1919	» \times »	10	—	10	—	
b	1918	Kristiania \times Ultuna ...	10	—	8	2	
4	1919	Ultuna \times Helsingfors...	7	2	4	1	
5	1919	Ultuna \times Bonn.....	20	14	6	—	Kelch oft verwelkt, obwohl die Frucht noch sehr jung war
6 a_1	1918	Ultuna \times München.....	7	—	6	1	
a_2	1919	» \times »	30	—	26	4	
b	1918	München \times Ultuna.....	5	—	5	—	
7 a_1	1918	Ultuna \times Wien.....	12	6	3	3	
a_2	1919	» \times »	30	15	15	—	Einige Kapseln geöffnet obwohl noch nicht reif
b	1919	Wien \times Ultuna.....	10	1	8	1	Pollen alt
8	1919	Ultuna \times Bern	15	1	9	5	
9 a	1919	Västerås \times Kristiania...	20	5	6	9	Früchte ziemlich schlecht entwickelt
b	1919	Kristiania \times Västerås...	10	—	10	—	
10	1919	Västerås \times Bonn	10	3	7	—	Früchte klein und unentwickelt
11	1919	Västerås \times Leipzig	10	2	2	6	Früchte ziemlich schlecht

Nr.	Jahr	Herkunft der Pflanzen	Pollinierte Blüten	Zahl d. Früchte	Ausgelebene Fruchtbildung	Nicht wiedergefundene	Anmerkungen
12	1919	Västerås × München ...	10	1	4	5	Regen unmittelbar nach Bestäubung
13 a	1919	Västerås × Wien	10	6	4	—	Sehr schöne Früchte
b	1919	Wien × Västerås	10	4	6	—	Zwei Früchte klein und schlecht
14	1919	Surte × Bern	6	—	5	1	Standort sehr trocken
15 a	1919	Lund × Västerås	10	—	10	—	Früchte ziemlich klein
b	1919	Västerås × Lund	20	6	5	9	
16 a	1918	Lund × Kristiania	2	—	2	—	Sehr schöne und grosse Früchte
b ₁	1918	Kristiania × Lund	4	—	2	2	
b ₂	1919	» × »	5	—	5	—	
17 a	1919	Lund × Wien	10	8	1	1	
b	1919	Wien × Lund	20	1	11	8	Sehr schöne Früchte
18 a ₁	1918	Kristiania × Bonn	5	2	1	2	
a ₂	1919	» × »	10	—	10	—	
19 a	1919	Kristiania × München	10	—	9	1	
b ₁	1918	München × Kristiania	10	3	4	3	Sehr schöne Früchte
b ₂	1919	» × »	8	1	7	—	
20 a	1918	Kristiania × Bern	2	2	—	—	
b	1918	Bern × Kristiania	2	—	1	1	
21 a ₁	1918	Kristiania × Wien	20	11	4	5	Sehr schöne Früchte
a ₂	1919	» × »	13	9	4	—	
b	1919	Wien × Kristiania	20	7	6	7	
22 a ₁	1918	Bonn × Leipzig	4	1	—	3	
a ₂	1919	» × »	10	10	—	—	Zwei schöne Früchte
b ₁	1918	Leipzig × Bonn	2	2	—	—	
b ₂	1919	» × »	10	2	2	6	
23 a ₁	1918	Bonn × München	3	1	2	—	
a ₂	1919	» × »	10	1	9	—	Frucht sehr unbedeutend, Samen geschrumpft
b	1918	München × Bonn	12	—	10	2	
24 a ₁	1918	Bonn × Wien	4	3	1	—	
a ₂	1919	» × »	10	8	1	1	
b	1919	Wien × Bonn	10	8	2	—	Die grössten Früchte mit Wien als ♀
25 a	1919	Bonn × Bern	10	5	5	—	
b	1919	Bern × Bonn	10	4	6	—	Kleine Früchte

Nr.	Jahr	Herkunft der Pflanzen	Pollinierte Blüten	Zahl d. Früchte	Ausgebildete Fruchtbildung	Nicht wiedergefundene	Anmerkungen
26 a	1918	München × Leipzig ...	15	6	5	4	
b	1919	Leipzig × München ...	7	1	6	—	Kleine bald absterbende Frucht
27 a ₁	1918	München × Wien	5	4	1	—	
a ₂	1919	» × »	12	9	—	3	
28 a	1918	München × Bern	10	2	8	—	Kleine Früchte
b ₁	1918	Bern × München	4	—	4	—	
b ₂	1919	» × »	7	2	—	—	Kleine Früchte. Pollen alt

Aus der Tabelle geht ja hervor, dass sich Früchte ausgebildet haben nach Pollinationen mit Pflanzen anderer Herkunft. In vielen Fällen haben sich Kapseln verhältnismässig leicht entwickelt, so z. B. nach den Verbindungen: Ultuna × Wien, Ultuna × Bonn, Västerås × Wien, Lund × Wien, Kristiania × Wien, Bonn × Wien und Bonn × Leipzig. Die umgekehrten Kreuzungen geben wohl in der Regel ungefähr dasselbe Resultat. Doch sind mehrere Abweichungen zu verzeichnen. So gab Lund × Wien viele und sehr schöne Früchte aber Wien × Lund ein sehr schlechtes Resultat. Zehn Verbindungen Lund × Västerås waren ohne Wirkung, aber von elf wiedergefundenen Blüten der umgekehrten Kombination waren sechs Früchte ausgebildet, die allerdings ziemlich klein und unbedeutend waren. Wahrscheinlich liegt hier nur ein Zufall vor. LEHMANN (1919) hat gefunden, dass bei der selbststerilen *Veronica syriaca* das Gelingen oder Misslingen einer Pollination zweier Pflanzen immer reciprok war. — Offenbar verhält es sich so, dass unsre Pflanze zuweilen zwar Früchte ansetzt, aber dann auch nur mit grosser Schwierigkeit. Diejenigen Kapseln, die sich dabei entwickeln, sind oft klein und die Samenanlagen degeneriert. In jungen Früchten findet man sogar in vereinzelt Fällen, dass alle Samenanlagen braun und zusammengeschrumpft sind. Bei den nach der Verbindung Ultuna × Bonn erhaltenen Kapseln war der Kelch oft verwelkt, obwohl die Früchte noch lange nicht reif waren.

Die ausgeführten Versuche zeigen mit aller Deutlichkeit, dass die bei *Lysimachia Nummularia* so häufig ausbleibende Fruchtbildung

auf der Selbststerilität der Pflanze beruht. Wenigstens in Schweden dürften auf einem Standort gewöhnlich nur Individuen vom selben Klon vorhanden sein, und hier ist natürlich jede Fruchtbildung ausgeschlossen. Wenn die Kapselbildung nach Bestäubung zwischen Exemplaren aus verschiedenen Gegenden ausbleibt, ist man natürlich deshalb nicht berechtigt anzunehmen, dass die betreffenden Pflanzen demselben Klon zugehören. CORRENS hat ja bekanntlich schon vor ein paar Jahrzehnten gezeigt, dass Samenpflanzen der selbststerilen *Cardamine pratensis* mit einem Teil ihrer Geschwister und mit dem einen oder beiden Eltern steril waren, und ähnliche Beobachtungen sind auch später an mehreren selbststerilen Pflanzen gemacht worden. Hier die vielen Abhandlungen, die in letzter Zeit das Selbststerilitätsproblem behandelt haben, zu diskutieren, gehört nicht in den Rahmen dieses kleinen Aufsatzes.

Um die Wirkung einer natürlichen Pollination zwischen Sippen, die unter sich fertil waren, zu untersuchen, habe ich Sprossen von *Lysimachia Nummularia* aus Kristiania abwechselnd mit solchen aus Wien in Reihen gepflanzt. Das Resultat war, dass sich viele Kapseln ausgebildet haben. — In übrigen *Lysimachia*-Kulturen habe ich ganz vereinzelt Früchte mit unbezeichnetem Stiel gefunden. Ob eine zufällige Selbstbefruchtung oder ob spontane Kreuzbefruchtung hier vorlag, oder ob der an einer Versuchsblüte umgewickelte Faden einfach abgefallen war, konnte man nicht feststellen.

Von einigen Stempeln habe ich Mikrotomschnitte hergestellt. Bei zehn selbstpollinierten Kristiania-blüten fand ich kein einziges keimendes Pollenkorn. Von neun Ultuna-Blüten zeigten, 48 Stunden nach der Selbstpollination, zwei Narben einzelne Pollenkörner mit ganz kurzen Schläuchen, in einer dagegen waren mehrere Pollenschläuche durch den grössten Teil des Griffels hinunter gewachsen. Von 32 wiedergefundenen Blüten der Verbindung Ultuna \times München erhielt ich keine einzige Kapsel. Als ich einige Narben untersuchte, zeigte es sich doch, dass zuweilen ein einzelnes Pollenkorn gekeimt hatte. Die Selbststerilität hängt also nicht ausschliesslich mit der immer ausbleibenden Keimung der Pollenkörner zusammen, obwohl dies vielleicht am gewöhnlichsten ist. Leider habe ich ein zu kleines Material untersucht um sichere Schlüsse aus meinen Untersuchungen ziehen zu können. — Der Umstand, dass die Pollenkörner bei selbststerilen Pflanzen nach autogamer Bestäubung keimen und dass Schläuche durch den Griffel herabwachsen ist nicht ungewöhnlich. Besonders bekannt ist Jost's (1907) Arbeit, worin er nachweist, dass

bei *Corydalis cava*, *Secale cereale* und *Lilium bulbiferum* die Schläuche des eigenen Pollens so langsam wachsen, dass sie für gewöhnlich nicht bis zum Fruchtknoten gelangen. Ähnliche Beobachtungen sind später an mehreren Pflanzen gemacht, wie z. B. an *Nicotiana*-Arten (EAST und PARK, 1918), *Oenothera »nutanella«* (ISHIKAWA 1918, S. 300) und an gewissen *Anthirrinum*-Arten (BAUR 1919, S. 49). Selbstredend muss es Übergänge zwischen selbstfertilen und absolut selbststerilen Pflanzen in den Fällen geben, wo die Sterilität auf dem läng-

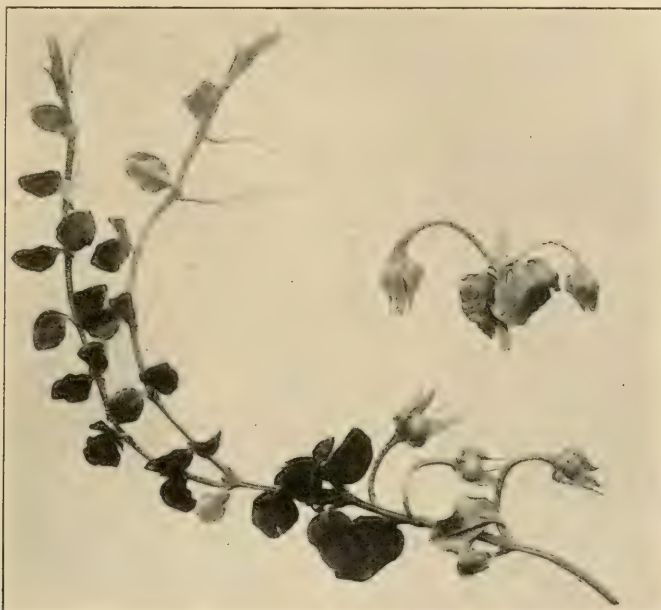


Fig. 1. *Lysimachia Nummularia*. — Links ein Spross mit drei Früchten (Kelchblätter zum Teil abgeschnitten um die Kapseln zu zeigen). Rechts eine Frucht vom Kelch versteckt neben einer nicht befruchteten und abgetöteten Blüte. (Verf. photo.)

samen Wachsen der eigenen Pollenschläuche beruht. MOORE (1917, S. 204) fand z. B., dass bei *Trifolium hybridum* 21,5 %, bei *Papaver rhoeas* v. *Shirley* 84,0 % und bei *Medicago sativa* 38,7 % der Blüten nach xenogamer Bestäubung Frucht ansetzten. Die entsprechenden Zahlen nach autogamer Pollination waren aber 2,75 %, 39,5 % und 27,1 %. Bei dem heterostylen *Fagopyrum esculentum*, wo Selbstpollination ein schlechtes Resultat gibt, fand STEVENS (1912), dass die illegitimen Pollenschläuche mehr als viermal so lange Zeit brauchten wie die legitimen um zur Eizelle zu gelangen und sie zu befruchten.

Die Frucht ist rund, gelblichweiss mit kleinen roten Sekretbehältern und öffnet sich mit fünf Klappen. Ich füge hier eine photographische Abbildung bei, wo die Kelchblätter teilweise weggeschnitten sind um die Früchte zu zeigen. An reifen Früchten sieht man manchmal die braunen Samen durch die Fruchtwand hindurchschimmern. Sie sind mehr oder weniger dreieckig und sitzen in der Plazenta eingesenkt. Auffallend war die oft schlechte Reife der Samen. Wahrscheinlich hängt sie damit zusammen, dass ihnen in der Uppsala-Gegend eine zu kurze Vegetationsperiode zur Verfügung steht. — Dass die Kapseln klein und die Samen schlecht entwickelt waren kann ja möglicherweise darauf beruhen, dass bei gewissen Kombinationen nur ganz wenige Samenanlagen befruchtet wurden. Dies hat wiederum eine weniger reichliche Nahrungszufuhr wegen zu kleiner Reizwirkung zur Folge gehabt. Das Verhältnis zwischen befruchteten und vorhandenen Samenanlagen hat nicht das »Reifungsminimum« erreicht (CORRENS 1916, S. 19, Fussnote).

SUMMARY.

Several writers have asserted that *Lysimachia Nummularia* never, or extremely rarely, produces capsules. By pollination between individuals from different parts of Northern and Central Europe, it is now demonstrated, however, that fruits can sometimes be produced without difficulty. That this occurs so seldom in nature is due to self-sterility, and to the fact that all plants at a place generally are members of the same clone.

ZITIERTE LITERATUR.

1. ARESCHOUG, F. W. C. 1881. Skånes flora, innefattande de fanerogama och ormbunkartade växterna. Andra uppl. — Lund.
2. BAUR, E. 1919. Über Selbststerilität und über Kreuzungsversuche einer selbstfertilen und einer selbststerilen Art in der Gattung *Antirrhinum*. — Zeitschrift f. ind. Abst. und Vererbungslehre, 21.
3. BECK VON MANNAGETTA, G. 1892. Flora von Nieder-Österreich. Zweite Hälfte. — Wien.
4. BERTOLINI, A. 1835. Flora Italica. Vol. 2. — Bononiae.
5. CORRENS, C. 1913. Selbststerilität und Individualstoffe. — Biol. Centralblatt, 33.

6. CORRENS, C. 1916. Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. — Biol. Centralblatt, 36.
7. COSTE, H. 1903. Flore descriptive et illustrée de la France. Tom. 2. — Paris.
- 8 a. DAHLGREN, K. V. O. 1921. Själfsteriliteten hos *Lysimachia Nummularia*. Vortrag gehalten bei Sitzung in »Botaniska Sektionen av Naturvetenskapliga Studentsällskapet i Uppsala» am 29. April 1919. — Svensk Bot. Tidskrift, 15.
- 8 b. — Om *Lysimachia Nummularia* i Sverige. — Bot. Notiser 1922. (Im Druck.)
9. DECAISNE, J. 1873. Äusserung im Anschluss an den Vortrag P. CHAPPELIER: Note sur l'origine du *Crocus sativus* L. (Safran officinal). — Bull. Soc. Bot. France, 20.
10. DELPINO, F. 1900. Funzione nuziale e origine dei sessi. — Revista di scienze biologiche, 2. — Como. — (Nur Ref. gesehen in Just's Bot. Jahresber. 28: 2, 1902).
11. DOMIN, K. 1904. *Lysimachia Zawadskii* Wiesner, eine interessante Form der veränderlichen *L. Nummularia* L. — Magyar Botanikai Lapok (Ungarische Bot. Blätter), 3.
12. EAST, E. M. and PARK, J. B. 1918. Studies on self-sterile plants. II, Pollen tube growth. — Genetics, 3.
13. FIEK, E. 1881. Flora von Schlesien, preussischen und österreichischen Antheils, enthaltend die wildwachsenden, verwilderten und angebauten Phanerogamen und Gefäss-Cryptogamen. — Breslau.
14. ISHIKAWA, M. 1918. Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. — Annals of Bot., 32.
15. JOST, L. 1907. Ueber die Selbststerilität einiger Blüten. — Bot. Zeitung, 65.
16. KERNER v. MARILAU, A. 1898. Pflanzenleben. Band 2. Zweite Aufl. — Leipzig und Wien.
17. KIRCHNER, O. 1888. Flora von Stuttgart und Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der pflanzenbiologischen Verhältnisse. — Stuttgart.
18. — 1911. Blumen und Insekten, ihre Anpassungen aneinander und ihre gegenseitige Abhängigkeit. — Leipzig und Berlin.
19. LEHMANN, E. 1919. Über Selbststerilität von *Veronica syriaca*. — Zeitschrift f. ind. Abstam. u. Vererbungslehre, 21.
20. MAC LEOD, J. 1893. Over de bevruchting der bloemen in het Kempisch gedeelte van Vlaanderen. — Botanisch Jaarboek uitgegeven door het kruidkundig genootschap Dodonaea te Gent, 5.
21. MEINSHAUSEN, K. F. 1878. Flora ingraca oder Aufzählung und Beschreibung der Blütenpflanzen und Gefäss-Cryptogamen. — St. Petersburg.
22. MOLISCH, H. 1918. Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Zweite Aufl. — Jena.
23. MOORE, C. W. 1917. Self-sterility. — Journ. of Heredity, 8.
24. MÜLLER, H. 1873. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. — Leipzig.
25. ROUY, G. 1908. Flore de France. Tom. 10. — Tours.
26. SCHKUHR, C. 1804. Botanisches Handbuch der mehresten theils in Deutschland wildwachsenden, theils ausländischen in Deutschland unter freyem Himmel ausdauernden Gewächse. Erster Theil. — Leipzig.

27. STEVENS, N. E. 1912. Observations on heterostylous plants. — Bot. Gaz., 53.
 28. WARMING, E. 1877—79. Smaa biologiske og morfologiske Bidrag. 17, Nogle Blomsters Bygning og Biologi. — Bot. Tidsskrift. Reihe 3, Band 2. — København.
 29. — 1879. Autoreferat von dieser Abhandlung. — Just's Bot. Jahresbericht, 5.
 30. WARNSTORF, C. 1896. Blütenbiologische Beobachtungen aus der Ruppiner Flora im Jahre 1895. — Verhandl. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 38.
-

THE GENOTYPICAL RESPONSE OF THE PLANT SPECIES TO THE HABITAT

BY GÖTE TURESSON

INSTITUTE OF GENETICS, ÅKARP, SWEDEN

THE study of the variability of the plant species in relation to its environment, or its habitat, might be pursued along two lines of research, viz. the study of the effect of various environmental factors upon the individual plant, and the study of the effect of these environmental factors upon the genotypical composition of a species-population in a certain habitat. The one line of research is primarily a study of the modifications of the plant, the other is manifestly a study of the hereditary variations. The two groups of variation have long ago been dealt with from the point of view of the environment, but while the experimental study of the former problem has received much attention the latter problem, the hereditary variation of wild plants in relation to habitat, has remained experimentally almost unattacked.

The classical transplantation experiments with Lowland plants in Alpine situations performed by KERNER (1891) and BONNIER (1895) belong to the important body of facts relating to the modifications of plants. The modern study of the problem is particularly connected with the names of KLEBS (1903, 1906) and GOEBEL (1908, 1913). Our knowledge of the power of modification, or rather of the range of possible reactions, of the plant when exposed to different environmental factors has been greatly increased by all this work. Its important bearing upon other lines of studies has also been felt, and the data obtained through the experimental inquiries into this field have been extensively employed when attempts have been made to throw light upon less known subjects, especially in the field of ecology. This is particularly true of the cases in which the supporters of the theory of the inheritance of acquired characters endeavour to find new support for the theory in the increasing mass of data obtained (WARMING, 1909, p. 373; WIESNER, 1913, p. 314). That the fact of the great »plasticity» of the plant has led to undue generalizations even in matters of a less speculative nature will be evident from

the following instances, which also serve to bring out the necessity of a closer study of the hereditary variation in relation to habitat.

MASSART (1902), in his well known paper on the modifications of *Polygonum amphibium*, shows that the plant in question might be readily modified into a land form, a water form and a dune form by exposing cultures from one and the same individual to the proper environmental conditions. He then concludes that the three similar forms of this species found in nature are simply modifications of this kind brought about by direct hydromorphosis and aeromorphosis. It is clear, however, that the experiment does not prove anything of the sort. There may exist genotypical differences in the three forms, as found in nature, which would play an important part ecologically. Extensive work — including cultivations under the same conditions of a great number of individuals of the plant, collected in different habitats in nature, and preferably supplemented by breeding experiments — is necessary in order to settle the point. A similar generalization of facts, to give another example, has been made by SCHMIDT (1899). He finds that *Lathyrus maritimus* from the coasts of the Baltic differs in the anatomical structure of its leaves (these being dorsiventral) from the *L. maritimus* found along the North Sea coast of Denmark (which has isolateral leaves). Subsequent experiments with the former plant showed that watering with solutions of sodium chloride induced a leaf structure (viz. isolaterality) typical of the North Sea plant. He concludes that it is to be assumed that the direct effect of the sodium chloride, which is found in a higher percentage in the North Sea than in the Baltic, produces the North Sea type. It is at once seen that this is a generalization of facts similar to that criticised above. It is a generalization of about the same order as the statement that any white flowering *Primula sinensis* has been produced by the cultivation of normal, red flowering *Primula sinensis* at 30° C. Even if it is true that red flowering *P. sinensis* becomes white when cultivated at 30° C it is equally true that there exist hereditary, white *P. sinensis* forms (BAUR, 1914), e. g. white-flowering at a temperature at which the former plant has red flowers (viz. at 20° C).

Thus in the absence of critical acquaintance with the different forms of a plant species met with in nature, much speculation as to the origin of «adaptive» structures is to be found in writings on ecology. The following discussion includes a number of notorious adaptive forms, and an attempt is made to ascertain whether the existence in nature of such forms is the result of an advantageous response on the

part of the individual, or whether these forms are brought into existence through a genotypical response of the species-population to definite habitat conditions.

Before going into details I wish to express my gratitude for the help received from so many sources during my work. The nature of the work necessitated considerable space. Professor H. NILSSON-EHLE, head of this Institute, has not only put the resources of the institute at my disposal; but to him I am also indebted for much inspiring advice given freely during the progress of this study. The necessary green-house space as well as other facilities have been kindly provided for me by Professor S. MURBECK, head of the Botanical Museum and Garden in Lund, who has taken much interest in my work. I also take this opportunity of acknowledging my indebtedness to Professor H. KYLIN, head of the Botanical Laboratory in Lund, for his kindness in promoting these studies in different ways.

The collecting of the various plants in cultivation, discussed in the following, has been done chiefly by myself on journeys some of which have been rendered possible through economical support from the Physiographical Society and the Botanical Club of Lund. However, material of certain forms has also been supplied by friends interested in my work and to them I wish to extend my sincerest thanks for all their kindness. I am under obligation to Messrs. N. STENSSON, and K. B. KRISTOFFERSON, for the necessary photographic work.

I. THE MATERIAL AND THE CULTURES.

Transplantations on a small scale were begun in 1916. At that time isolations were also made of species of the genus *Atriplex*. The necessary ground for these cultures was obtained in my home garden in Malmö. With the increase in the number of cultivated species and in the number of individuals of each species the space became too small, and in 1918 the cultures were moved to the Institute of Genetics at Åkarp. Since then the cultures have much increased; the area covered by individuals of perennials transplanted from various habitats is at present about 25 ares. The soil is a fine loam, and the conditions of the ground show satisfactory uniformity throughout. In order to maintain this uniformity no animal manure is used. The plants in the permanent cultures (that is the perennials) are planted in rows, usually with a distance of 40 cm. between the plants in the row and of 50 cm. between the rows. The more bulky ones are given

distances of 50×60 cm. Each plant has then space enough to increase in size, and the cultivation with tools between the plants becomes easy. The cultures are kept free from weeds and are dug twice a year, in spring and in autumn. Among the species cultivated, only *Leontodon autumnalis* has been found to thrive less satisfactorily. The individuals of this species sometimes suffer badly from the attacks of cutworms (*Agrotis* spp.?) on the roots. A certain type of *Hieracium umbellatum*, viz. the broad-leaved sea-cliff type, is particularly damaged and greedily eaten by rabbits, which has necessitated the fencing of the field.

A few words should be said as to the kind of species used and as to the mode of collecting. It is clear from the nature of the study that only such species have been investigated as are very common and occur in different habitats. Such species are, for instance, *Lysimachia vulgaris*, *Centaurea jacea*, *Solanum Dulcamara*, *Matricaria inodora*, etc. It is further to be expected that if changes in the genotypical composition of a species result in response to climatic or edaphic factors these changes would be most clearly brought out and most easily demonstrated in species which have an extended and uninterrupted distribution running through areas of different climatic and edaphic character. The coast line of southern Sweden, to which region most of the species dealt with in the following are to be referred, is well suited for investigations of this kind. There are marked climatic differences between the east coast and west coast, the latter being more maritime and exposed to the action of strong winds and atmospheric sodium chloride (cf. FRÖDIN, 1912), and the physiographical features of the coast lines vary much, cliffs, dunes and salt marshes alternating. There are plant species which occur throughout this varied stretch of land, and some of these, viz. species of the genus *Atriplex*, *Armeria vulgaris*, *Hieracium umbellatum*, have been found to furnish important data and have therefore been transplanted and cultivated on a large scale.

In the collecting, the individuals of a species from a certain habitat are carefully dug up, care being taken that no selection is made; they are then numbered and packed in sacks and posted. They are immediately planted in the experimental field on arriving. In planting as much soil as possible is removed from the roots. When just planted they are watered once or twice and then left. When treated in this way, only very few of the plants are spoiled and die.

In regard to the notes and measurements of the different cultures discussed in the following it should be said that the values given in

the *Hieracium* tables (placed at the end of the chapter) for the length and width of the middle leaves are average values based upon the measurements of five leaves of each plant. The values given in the same tables of the magnitude of the angles formed by the stem with the perpendicular refer to the angles of the largest stem of the individual. These values have by tests been found to deviate ± 5 degrees from the correct value. Field numbers preceded by one or more 0 indicate that a corresponding number of individuals have died and left gaps in the row. It has been found practical to use this method in checking the individuals. A — in the table columns indicates that measurements or notes have not been taken because of the wilted conditions of the leaves or of the whole plant (or because of damage by rabbits in some cases).

The cross-sections made of different leaves have for technical reasons been collected at the end of the *Hieracium* chapter.

The terminology followed in discussing the distribution of various shore species in the different zones of the shore is that worked out by SERNANDER (1917).

In arranging the material it has been thought best to group it under seven headings, the first four containing the results of the cultivations of shade forms, dwarfs, succulent shore forms of inland species, and halophytes, and the last three containing the data for inland and coast forms of *Sedum maximum*, *Armeria vulgaris* and *Hieracium umbellatum* respectively. The general discussion of the results and the bearing upon the problem which these results imply will then follow.

1. MATERIAL AND CULTURES OF SHADE FORMS OF MESOPHYTIC SPECIES.

A great number of mesophytes are known to develop shade forms in response to subdued light, and the morphological and anatomical changes brought about in such forms, especially in the leaves, are well known. The further question, whether or not all shade forms occurring in nature are shade-modified open air plants, or whether hereditary shade varieties also exist within certain species, has received but little attention. The cultures made in order to settle this point cannot yet be said to be conclusive, since no crossings have been made, but they are calculated to throw some light on the problem. The plants employed are *Lysimachia vulgaris* L., *L. nummularia* L. and *Dactylis glomerata* L.

A. *LYSIMACHIA VULGARIS*.

The extreme shade form of this plant has been found most typically in the moist *Alnus* swamps of Hallands Väderö. The habitus of the shade form differs markedly from the ordinary form, as has already been pointed out, although rather incompletely, by GLÜCK (1911). The stems of the shade form are thin and slack, and, in their upper half, horizontally expanded. The leaves stand horizontally and almost in one plane; they are considerably larger than in the ordinary form but very much thinner. Flowers are rare.

A dozen of these plants, collected in different spots within the swamp area, were brought home in 1920. By the following year (1921) the habitus of these plants was already changed and corresponded now in all essentials with the ordinary form. The changes brought about in the culture are best followed in regard to the leaf structure. Fig. 75 a (p. 329) represents a cross section of a leaf of the shade form. They were found to be between 123—157 μ . thick and did not have any typical palisade layer. The figure to the left is a cross section of a leaf of the same plant from the culture in 1921. The leaf thickness was now found to vary between 358—368 μ ., and powerful palisades in two layers are found throughout. The anatomical leaf structure as well as the habitus of the separate plants belonging to this series do not at present exhibit any observable differences from sets of the ordinary form brought home and transplanted from the beach at Ringsjön (middle part of Scania) in 1920.

It should not be thought that *Lysimachia vulgaris* might not be found to show hereditary shade forms, but the evidence adduced above points to the fact that the Hallands Väderö shade form is merely a shade modification of the ordinary form.

B. *LYSIMACHIA NUMMULARIA*.

Series of this plant were collected and brought home from various points in Scania in 1920. The cultivated material thus includes series from moist pastures at Åkarp, from similar habitats in the neighbourhood of Malmö, and from the woods south of Kivik (on the east coast of the province of Scania). The latter locality is heavily wooded with oak, elm, Norway maple, ash and linden, while the former localities consist of open, grassy, and somewhat moist pastures. Careful examination reveals differences between the pasture *nummularia* and the

plant from the woods. The latter has somewhat larger leaves than the former; they are further convexly bent and of a deep green colour in the woods, while the leaves of the pasture plant are somewhat concave and light green in colour.

The separate plants of the pasture series cannot be seen to differ from each other in culture. The series from the Kivik woods, in all 16 individuals, cultivated at the side of the former does not show any



Fig. 1. *Lysimachia nummularia*. Forest type (the upper) and pasture type.

observable variation within the series either. It is a remarkable fact that the Kivik *nummularia* retains its distinctive marks in culture. The small pieces of turf originally brought home have increased in size ten-fold without showing any tendency to lose their characteristics. Clones raised in 1922 from cuttings from both the pasture and the forest *nummularia* likewise retain the characteristics of the respective mother plants. Fig. 1 represents pieces of the two plants taken from the clone cultures in 1922. The differences between the pasture plant and the plant of the woods as to the leaves are at once seen. Cross

sections of leaves from these cultivated plants show much the same structure (both forms having one layer of palisades), but the cuticle of the upper epidermis is found to be thicker throughout in the cultures of the pasture plant than in those of the plant from the woods. Repeated measurements have given a mean value of 7.8μ for the former and 5.6μ for the latter. The outer wall of the lower epidermis is also thicker in the former than in the latter, especially in places below the vascular bundles, where it attains a considerable thickness and becomes much folded. Thus the results of the cultivations point strongly to the assumption that there are in Sweden at least two hereditary types of this species, the one growing in meadows and pastures, the other in the woods. The differences in the leaves show that the latter is manifestly a shade plant as compared with the former.

DAHLGREN (1922 a) has recently traced the distribution of *L. nummularia* in Sweden and pointed out that the plant has to a large extent been spread by human agency. It remains to be settled whether the above described shade type from the woods is native in our country, while the type from the meadows and pastures is introduced and spread through man, a view, which might be an approximation to the truth. A further point of interest will be afforded by the crossing-experiments between the two types to be started a following year. The experiments made by DAHLGREN (1922 b) have shown that plants from widely different parts in Sweden are sterile when crossed with each other, while fruit develops when Swedish plants are crossed with German and Austrian specimens. It seems reasonable to assume that the failure in the case of the crossings where Swedish material was exclusively used was due to the fact that the plants were members of the same clone, in this case probably the pasture *nummularia*, as this type has no doubt the largest distribution in the country.

It should perhaps be said that the shade variety of *L. nummularia*, discussed above, has not been found described in the literature. DOMIN (1904), who lists a number of forms of the species, does not mention any such form.

C. DACTYLIS GLOMERATA.

A shade form of this grass is known to systematists under the name *D. glomerata* var. *lobata* Drej. It occurs in the beech woods of southernmost Sweden, as well as in Denmark, and differs from the

ordinary type in having culms taller and slacker and loosely tufted, long, drooping and dark or light green leaves, slack, long and somewhat drooping, never violet-coloured, panicles, smaller spikelets, and smooth flowering scales. Sets of this form have been collected and transplanted from Denmark (near Copenhagen) in 1919 (17 individuals), and from Dalby in Scania in 1921 (16 individuals). The changes brought about in the cultivated shade form as compared with the plants in their natural habitat are the following. The culms become more tufted, although the tuftiness of the main type is not attained. Both leaves and the panicles become brightly violet-coloured, and more so than is generally seen in the main type. The thickness of the leaves increases. The mean thickness of the basal leaves of two individuals from the Dalby series was found to be 135—155 μ . and 140—150 μ . in their natural habitat in 1921, while the mean leaf thickness of the same plants the following year (1922) in culture was found to be 150—175 μ . in the one plant and 165—185 μ . in the other. Whether the leaf thickness of the main type, the leaves of which are considerably thicker, has been attained in any of the plants of the Copenhagen series, which has been in culture since 1919, has not been ascertained with exactness, but to judge from superficial examination this is not yet the case.

The length of the culms as well as of the leaves has been found to increase in the cultures. The mean leaf length, for instance, in the Dalby series (measuring 10 of the longest basal leaves of each plant) was found to be 425 mm. in 1921, while it was 530 mm. in 1922. An increase in the length of the panicles has also been found to take place in culture.

The above results favour the assumption that *D. glomerata* var. *lobata* is a hereditary shade variety and not a modification due to the direct effect of the environment. Although undoubtedly certain characteristics ascribed to the form are the results of the extreme environment, as for instance the great looseness of the tuft and the pure green colour of the leaves and panicles; which characteristics disappear in culture, other characteristics, as the length of the leaves, culms and panicles, increase in magnitude upon cultivation. This would not be likely to take place had the plant in question developed its characteristics in direct response to subdued light.

The variation within the series is otherwise rather large. Fig. 2 represents the shape of the panicle in fruit from 4 individuals of the Copenhagen series. The same relation as to the degree of spreading

of the panicle is seen every year in these individuals, so there is little doubt as to the hereditary nature of the variations seen between the different plants. A few of the plants in the series have somewhat hairy flowering scales and should not be referred to var. *lobata* according to the diagnosis given of the form in the floristic handbooks. They correspond in all other respects, however, with the shade variety, and thus illustrate the difficulties — and perhaps the impossibility — with which the systematists are confronted in their efforts to draw



Fig. 2. *Dactylis glomerata*. Illustrating different shapes of panicle found within the shade type.

hard and fast lines between a certain variety and its supposed main type.

It should not be thought that modificatory shade forms of *D. glomerata* do not exist. Such forms are, on the contrary, recorded several times. They are often much like the var. *lobata*, although they are usually furnished with some hairs on the flowering scales. From what has been said above with regard to the occurrence of hairy scaled individuals within the hereditary shade variety it will at once be seen that the difficulty with regard to the separating of the modificatory

forms from the hereditary ones without cultivating the plants must be very great, or rather insurmountable.

2. MATERIAL AND CULTURES OF LOWLAND DWARF FORMS.

In our country dwarf forms are especially met with in Alpine habitats, in the so called Alvar vegetation and in the salt meadows along the coast. Representatives of the two former groups have been cultivated for too short a time to be considered here, and therefore only salt meadow dwarfs, already in culture for some years, will be discussed. The plants to be discussed at any length are *Aster tripolium* L., *Succisa pratensis* Moench. and *Centaurea jacea* L.

A. ASTER TRIPOLIUM.

A dwarf form of this plant is known to systematists under the name *A. tripolium* var. *diffusus* DC. It is a much branched plant, not more than 5 cm. high, and occurs in somewhat drier spots of the salt meadow than the ordinary, tall growing *tripolium*. A series of the form (in flower) was collected at Vellinge, south of Malmö, and transplanted in the autumn of 1919 together with a few rosettes of the ordinary form. The latter attained a height of between 45—70 cm. in 1920, then flowered, and died in the autumn. The dwarf, although flowering in 1919, lasted through the autumn and winter and flowered again 1920. The height of the 1919 plants varied between 3—5 cm. The plants grew taller in 1920, and the height now varied between 10—16 cm. They were found to fruit freely. Fruits were collected from one of the individuals; they were sown in the autumn, and the seedlings were forced in the green-house and transplanted into the open in May the following year. They all flowered in the autumn. Fig. 3 illustrates some of the resulting types in the series raised. The height of the plants in the series varies between 8—18 cm. There is great variation between the different individuals, especially in branching. The plant to the left in the fig. has a wholly prostrate main axis, the plant in the middle has a number of ascending, equivalent branches, while the plant to the right has an erect main axis and smaller, ascending side branches. The same characteristics of the different plants both as to height and branching are seen this year (1922). The same is true of the original dwarfs transplanted in 1919, which do not show any tendency to change the habitus attained in the culture 1920.

It seems therefore safe to conclude that the series in question is made up of hereditary dwarfs, which, at least in the experimental fields at Åkarp, are perennials, as distinct from the ordinary tall growing *A. tripolium*. Within the dwarf series, moreover, all kinds of branching types might be found just as in the ordinary form showing



Fig. 3. *Aster tripolium*. Hereditary dwarfs.

that certain characteristics vary as much in the dwarf variety as in the ordinary *tripolium*.

Modificatory dwarfs of *A. tripolium*, called forth by insufficient water and food supply, might also probably be

found in nature. As to modificatory perennials of *A. tripolium* the statement is made by BUCHENAU (1896) that the plant becomes perennial when eaten by animals or cut down. Both modificatory and hereditary dwarfs might be contained in the var. *diffusus* of the floristic handbooks. As to the latter group it should be noted that it is not the dwarf as seen in the culture which conforms to the var. *diffusus*; it is only the plant that results from a modificatory dwarfing of this dwarf in the natural habitat which fulfils the prescription given in the diagnosis.

B. SUCCISA PRATENSIS.

This species is rather common in the upper part of the salt meadows along the coast of Scania. It is usually dwarfed in these localities, and the most extreme form, which only attains a height of at most 85 mm., is known under the name f. *nana* Bolle. Series of this extreme dwarf were collected and transplanted from Torekov and Hallands Väderö (N. W. Scania) in 1919, and a set of the ordinary swamp plant, as found in the inland, was transplanted from Stehag (middle part of the province) in 1920. Table 1 lists some of these series (series 34 from Torekov, 35 from Hallands Väderö, 118 from Stehag) and gives the length (in mm.) of the longest flowering stem of each plant when transplanted and as found in 1921 and 1922.

Fig. 4 illustrates the habitus of the dwarfs used in the series 34 and 35. They have all increased in length under culture, as may be

seen from the table. The increase in the case of series 34 and 35 was greatest the year after the transplanting. The dwarf habit was at that time thought to be an unquestionable case of modificatory dwarfing, which would disappear in time. For this reason no measurements were made in 1920. In 1921 the height of the plants was surprisingly like that already attained the preceding year, and the suspi-

TABLE 1.

Field No	Length of stem when transpl.	Length of stem in 1921	Length of stem in 1922	Field No	Length of stem when transpl.	Length of stem in 1921	Length of stem in 1922
34,1	43	130	145	35,06	73	325	330
02	64	200	210	7	79	710	740
03	58	140	170	8	82	650	620
4	72	175	180	09	54	490	515
5	84	170	165	10	50	190	200
6	57	155	160	11	63	185	200
7	66	110	120	12	35	200	210
8	68	235	245	13	42	345	360
9	71	200	210	14	63	115	125
010	80	345	370	15	68	145	135
11	34	190	210	118,1	420	400	560
12	48	265	255	2	490	395	645
13	39	325	330	3	535	515	650
14	60	215	220	4	425	435	700
15	55	265	280	5	510	500	635
16	72	125	130	6	590	565	600
35,1	76	390	400	7	635	610	640
2	80	195	210	8	580	535	700
3	34	520	575	9	700	580	690
4	56	570	615	10	620	595	650
5	59	215	210				

cion arose that the variation seen in the series as to the height of the different individuals was of a hereditary nature. The different heights observed in 1921 do not fall much lower than those observed in 1922. As the summer of 1922 was considerably wetter than that of the preceding year the slight increase in the height of most of the individuals in 1922 is most probably due to differences in weather conditions.

It is further seen from the table that series no. 35 includes a

number of individuals much taller than any of those of series no. 34. It would be difficult to understand why this should be the case were



Fig. 4. *Succisa pratensis* f. *nana*. Plant to the left 10 cm. high. Torekov 1919.

it not that the genotypical constitution of the plants differed in the two series. When it is remembered that the series, as well as the different plants of each series, grow under almost identical conditions of culture, little doubt remains as to the hereditary nature of the differences

seen between the plants in these two series, as well as of the differences between these salt meadow series and the inland series (no. 118).

The differences in height between the plants in series nos. 34 and



Fig. 5. *Succisa pratensis*. Behaviour of a dwarf series (no. 35) when cultivated.

35 may probable be accounted for when the nature of the two original habitats is considered. No. 34 comes from a very sterile salt meadow, while no. 35 comes from a much less extreme salt meadow,

where species of the inland swamp (*Ranunculus flammula*, *Lycopus*, *Scutellaria*, *Caltha*, *Comarum* etc.) occur mixed with typical salt meadow plants (*Plantago maritimum*, *Glaux*, *Armeria*). The point in question will be discussed more fully in a following chapter.

Fig. 5 illustrates some of the different types now seen in the cultivated series no. 35. It should not be thought, however, that variation does not occur with regard to other characteristics. Differences between the plants are also seen in the matter of the hairiness of the leaves, in the shape of the leaf margin, in the shading of the blue flower colour, etc. These characteristics have been found to repeat themselves, in those plants observed, every year, and thus strengthen the belief in the hereditary nature of the characteristics in question.

In summarizing the results of the cultivations the following conclusions seem most reasonable. The hereditary variation in height becomes covered by the modificatory dwarfing of the plants when exposed to the more or less extreme conditions in the natural salt meadow habitat, resulting in a seemingly homogeneous population of dwarfs known under the name f. *nana*. When brought into culture, the population breaks up into its component parts, and the great hereditary variation as to height becomes visible. The fact that individuals, found upon culturing to be constitutionally as tall as those of the inland swamp population, are found to be contained in certain dwarf populations, while they are excluded from others, points to the controlling effect of the habitat factors upon the hereditary composition of the population.

C. CENTAUREA JACEA.

This species is also found growing in the salt meadows along the coast in a much dwarfed form, f. *humilis* Schrank., about 10 cm. high, or even less. Fig. 6 illustrates the general appearance of this dwarf as it is found growing at Vellinge. One of these Vellinge dwarfs was brought into culture as long ago as 1916. It increased in height the following year, and then measured about 35 cm. In 1918 it attained a height of about 50 cm., and has since kept this height, with slight fluctuations in response to the yearly fluctuations of weather conditions. The plant was divided in 1920, and fig. 7 represents an individual of the resulting clone. A dwarf transplanted in 1917 from Torekov behaved in a different way. It should be said that f. *humilis* grows abundantly at this place together with the dwarf *Succisa* dealt

with above. It is apparently the locality already mentioned by NEUMAN (1884) as densely populated by *Centaurea* dwarfs. The dwarf could not be seen to differ in any respect from the original Vellinge dwarf, but on cultivation a prostrate habit of growth was taken up. This plant was also divided in 1920, and fig. 8 represents one of the clonal individuals. This clone does not attain half the height attained in the Vellinge clone, and the tall, nearly erect form of the latter individuals contrasts sharply with the prostrate, spreading growth of the Torekov clone.

In the summer of 1919 the Torekov locality was visited once



Fig. 6. *Centaurea jacea* f. *humilis*. Plant in the upper left corner 12 cm. high. Vellinge 1916.

more and a larger collection of the dwarf was made, in order that the nature of the dwarf population might be studied more closely. The collection included 40 individuals, the majority of which, or 35, are thriving well. The behaviour of this population in culture has been found to be much the same as the *Succisa* population, series no. 35. Fig. 9 represents four of the types making up the population. The extremes,

the dwarf in the upper left corner with stems only 15 cm. long, and the ascending-erect plant in the lower right corner with stems 60 cm. long, are rare. The former type, shown in the photograph, is the only one present in the population, while there are four individuals attaining the height of the latter type. The intermediates, two of which are shown in the photograph (pag. 228), predominate. As to the position of the branches, individuals wholly prostrate are in the minority, while plants with procumbent and ascending branches predominate. None has been found to be quite erect. There are additional differences between the plants in this series, involving the hairi-

ness of the leaves, the position of the leaves (prostrate or ascending), the shape of the bracts, etc.

In order to make clear the genotypical constitution of the plant as to the form of growth, a cross was made in 1919 between the nearly erect Vellinge plant (fig. 7) and the spreading Torekov plant (fig. 8). The resulting F_1 was intermediate, none of the bastards obtained (12 in number) being as erect as the one parent, and none as prostrate as the other. Several of the F_1 -plants were crossed with each other (*C. jacea* is wholly self-sterile) but the fruits were found to be eaten by a larva and only one of the plants was found to have some intact fruits left. The 30 fruits sown gave 26 individuals, which were already brought to flower in 1921. They show segregation into 2 nearly erect, 20 intermediates and 4 spreading. Although this F_2 -generation is too small to allow of



Fig. 7. *Centaurea jacea*. Behaviour of Vellinge dwarf in culture.



Fig. 8. *Centaurea jacea*. Behaviour of Torekov dwarf in culture.

any factorial scheme, the segregation evidently involves several factors; it is mentioned here to show the hereditary nature of the characteristics in question. The cross has been repeated this year.

In summarizing the results of the cultivations it should be said that it might be safely assumed that the dwarf *C. jacea* f. *humilis* of the salt meadows is made up of a heterogeneous assemblage of most diverse, genetically different types. They all react upon the extreme habitat conditions with dwarf growth, thus giving the impression of a homogeneous population just as in the case of the dwarf *Succisa*. — The question whether or not the erect *Centaurea jacea* of



Fig. 9. *Centaurea jacea*. Behaviour of a dwarf series (no. 37) when cultivated.

the inland might in nature become modified to the same extent has not yet been investigated.

Additional dwarf forms, including those of *Veronica-spicata* L. from sand dunes, *Achillea millefolium* L. from the same habitat, and *Prunella vulgaris* L. from salt meadows, have all upon culturing been found to be modifications presumably called forth by insufficient water and food supply in the respective habitats (JOST, 1913; WITTE, 1906).

3. MATERIAL AND CULTURES OF SUCCULENT COAST FORMS OF MESOPHYTIC INLAND SPECIES.

It is well known from works on ecology that certain species are described as dimorphous (WARMING, 1909), showing a halophytic form with succulent, thick leaves, and an inland form with thin leaves. It is also known (BATALIN, 1876; LESAGE, 1890; BOODLE, 1904 etc.) that fleshiness, increased development of palisades, reduction of intercellular spaces, etc. might be readily induced in many species by watering with solutions of sodium chloride. From these facts it might seem plausible that the halophytic, succulent forms of ordinarily mesophytic, thin-leaved inland species have been called forth by the modificatory action of the salt on the plant when growing in saline soil.

In order to test to what extent such forms are merely modifications or hereditary, some species showing »dimorphism» in this characteristic were brought under culture. The species to be dealt with at some length in the following are *Solanum Dulcamara* L., *Matricaria inodora* L., *Leontodon autumnalis* L. and *Melandrium rubrum* (Weig.). Garcke.

A. SOLANUM DULCAMARA.

Sets of this widely distributed plant have been collected in the inland and at different points on the east and west coasts. The inland series (coll. at Krageholm, Scania 1919 and at Stehag, Scania 1920) include plants (20 in all) with smooth and rather thin leaves. Fig. 75 h illustrates the anatomical structure of the inland leaf type as seen in the cultures in 1922. The thickness of the middle leaves has been found to vary between 193 μ . and 245 μ . The sets from the east coast of Sweden (from Getå, 1920 and Västervik, 1920) include plants with both hairy and smooth leaves. The leaves of this type are usually somewhat thicker than the inland type both in the natural habitat and in the cultures. The most remarkable type, however, is the one that inhabits the west coast of Sweden. The leaves of this type are more than twice as thick as those of the inland type and always more or less hairy. It is found on the exposed, rocky shore (in the upper supralittoral belt) from north-western Scania and north-wards. A series of 16 plants of this type from Hallands Väderö was brought under culture in 1919. These 16 plants have all retained their hairy and fleshy leaves, although the fleshiness is somewhat less in the cultures than in the natural habitat. One of the plants with very thick

leaves, field no. 11, has been specially followed as to this point. The thickness of the middle leaves of this plant was found at the time of collecting to vary between 560 μ . and 613 μ . The value of the leaf thickness of the same plant in the culture in 1921 was found to vary between 438 μ . and 507 μ . In 1922 the value was found to be about 500 μ .

Another proof of the hereditary nature of this succulent type is given by the cultural experiments with shade forms of the same type. Such shade forms are found growing in the *Alnus* swamps of Hallands Väderö a few hundred metres distant from the shore. The leaves of these plants (the physiology of which has been discussed by LUNDEGÅRDH, 1919) are thin and smooth. Fig. 75 e represents a cross section of a typical leaf of the shade form, showing that it is considerably thinner than the leaf of the cultivated inland type. A series of these thin-leaved shade forms has been cultivated since 1920. Fig. 75 f shows the appearance of the leaves the following year (1921). The increase in thickness is considerable, and it is now found to be much thicker than the leaf of the inland type. It has also become hairy. In 1922 the thickness shown in fig. 75 g, which is a cross section of a leaf of the same plant, is attained. The original thin-leaved shade plant has now attained the same fleshiness of leaves as has been found typical of the fleshy coast (and sun) plant when cultivated, thus showing that the shade form in this case is a shade-modified plant of the coast type. It is seen from the figure that the thickness of the leaf is brought about by an elongation of the palisades and an enlargement of the sponge cells.

The great differences in the anatomical structure of *Dulcamara* leaves from inland and coast habitats have been particularly discussed by WARMING (1906), although the question as to the hereditary nature of these differences has had to be left unanswered by him. The results of the above mentioned cultivations, however, favour the following conclusions as to the presence of different, hereditary types within *S. Dulcamara*:

a. *The inland type*, as found in natural habitats in the interior of Scania. The type in question has smooth and rather thin leaves, both in the habitat and in cultures.

b. *The succulent type of the west coast*. This is a hairy leaved and fleshy type (probably identical with the var. *marinum* Bab. of systematic handbooks) which upon culture has been found to retain its hairiness and most of its fleshiness. Shade forms of this type

have been found to be smooth-leaved and much thinner than cultivated plants of the inland type. When cultivated under ordinary field conditions, however, the hairiness and fleshiness of the leaves typical of the type are soon developed.

c. *The type of the eastern coast.* This type includes both smooth- and hairy-leaved forms. The leaves, both of cultivated individuals and plants in the natural habitats, are usually thicker than those of the cultivated inland type. None have been found as thick-leaved as the west coast type.

B. MATRICARIA INODORA.

A succulent, halophytic variety of this species is known to systematists under the name var. *maritima* (L.). It differs also from the inland form growing as a weed throughout Sweden in being perennial and bushy in growth, in having bracts with broad, dark-coloured margins and, usually, in having broader and shorter rays and less erect growth. It is for the rest rather variable as to the length and shape

TABLE 2.

Field no.	Position of stems	Length of leaf segments	Thickness of leaf segments in μ	Place of collection	Year of collection
1	Erect	Long	385—440	Lund	1921
2	Procumbent	Short	965—1050	Hall. Väderö	1919
3	Prostrate	»	1025—1230	»	»
4	»	»	915—985	Kristineberg	1921
5	Ascending	Elongated	620—695	Stockholm	1920
6	»	»	635—745	Västervik	»

of the leaf segments and rays, etc. (see NEUMAN, 1882). The different forms of this variety are common on the west and east coasts of Sweden, and series of these forms have been transplanted from Hallands Väderö, Kullen and Kristineberg in Bohuslän (on the west coast) and from the islands off Stockholm, Karlskrona and Västervik (on the east coast). Some of the original plants have been divided and clones have been raised. Table 2 gives the characteristics of five of these clones (with 10—20 individuals in each) as seen in the cultures in 1922, together with the place and year of collection. Field no. 1 represents the ordinary inland weed type growing on the same bed, and raised from seed collected in 1921 at Lund.

There are additional differences between the clones, but those

cited are the most characteristic as to the vegetative parts. The differences between the inland type and the succulent type are striking enough and need not be further discussed. The point of interest is the difference between the var. *maritima* from the east coast and from the west coast. The latter have thicker and shorter leaf segments and



Fig. 10. *Matricaria inodora*. Prostrate form of the coast type from the west coast.



Fig. 11. *Matricaria inodora*. Procumbent form of the coast type from the west coast.

are more depressed. These differences are seen not only in the above clones but also in most of the cultivated single plants transplanted from both coasts. The west coast forms have been found throughout to represent more extreme forms than those of the east coast, as compared with the inland type. Less prostrate and less fleshy-leaved forms may also be found on the west coast, and prostrate and very fleshy-leaved forms may conversely be found on the east coast, but west coast sets have always been found to contain more numerous individuals of the latter type, and vice versa with regard to east coast sets.

The anatomical structure of the leaf of the inland type differs much from that of the *maritima* type. Fig. 74 a represents a cross-section of the marginal part of a leaf segment belonging

to a plant raised from seed collected from the cultivated Hallands Väderö series in 1919, from which the clones represented in field nos. 2 and 3 have been raised. As regards shape and leaf thickness it much resembles the clone represented in field no. 2. Fig. 74 b is a cross-section of a leaf segment from the inland type raised from seed

collected at Lund in 1919 and grown on the same bed as the former. Besides the very great difference in thickness the *maritima* leaf is found to be isolateral, while the inland leaf is found to have only one layer of palisades on the lower side.

Fig. 10 represents an individual from one of the clones cultivated in 1922 (viz. field no. 3), and fig. 11 shows an individual from another clone (field no. 2). This latter was crossed in 1920 with the inland type. The F_1 -generation was found to be uniform and intermediate as to shape and thickness of leaf segments. The plants were as erect as the inland type, and, like the latter, had a single main axis, but the crown of the plants was very bushy. Fig. 12 illustrates one of these F_1 -plants. They all died in the autumn, thus being annual like the inland type.

The F_2 -plants obtained in 1922 from the crosses between F_1 -individuals (the plants were found to be wholly self-sterile) is at this mo-



Fig. 12. *Matricaria inodora*. A F_1 -plant from a cross between the inland type and the shore type represented in fig. 11.

ment still in the rosette stage. However, segregation is very evident. As to the shape of the leaf segment there are (out of a total of 163 plants) 28 short and blunt (like the *maritima* parent), 56 short and pointed, 58 elongated, 17 long segmented (like the inland parent), and 4 very long and narrow. The segregation is evidently polyhybrid showing transgression in one direction. The grouping of the individuals as to leaf thickness is rather peculiar; there are 9 very thick and fleshy (transgressions), 62 thick-leaved (like the *maritima* parent), 59 intermediately thick and 33 thin leaved (like the inland parent). The segregation, although probably polyhybrid, is presumably disturbed by modificatory influences. It will be followed up closely when flow-

ering has commenced, but it is mentioned here as a proof of the hereditary nature of the characteristics involved.

The different hereditary forms of *Matricaria inodora* transplanted from various places are thus found to group themselves into the following types according to the habitat:

a. *The inland type.* This is an annual weed with an erect habit of growth. The leaf segments are long and thin. Only known as an anthropophyte.

b. *The type of the west coast.* This type includes perennial, halophytic forms with thick, short and blunt leaf segments. They are more or less depressed and have a bushy growth. The rays of the flowers are shorter and broader than those of the inland type, and the bracts have a broad and dark coloured margin. There is moreover a great variation within the type, involving hereditary differences as to morphological details of leaves and flowers.

c. *The type of the east coast.* This type includes perennial, halophytic forms the leaf segments of which come between the inland type and the b-type in point of length and thickness. While most of the forms of the b-type are prostrate or procumbent, the majority of forms belonging to this type are ascending.

It should be added that in places where cultivated fields run down to the shore bastards representing different combinations of the inland and the halophytic types might be found.

C. LEONTODON AUTUMNALIS.

Sets of this plant have been collected from beach habitats as well as from the inland in 1919, 1920, and 1921, and important differences are seen in the cultures between some of these sets. This is particularly true of the series transplanted in 1920 from the coast at Kullen and Arild (N. W. Scania). The plants included in these series are all smooth with coarsely dentated or nearly entire leaves. The plants making up the series transplanted from inland meadows in Scania have mostly pinnatifid leaves, usually somewhat hairy. These plants are also taller than the coast plants. The cultivated coast plants from Kullen and Arild, furthermore, have been found to flower about two weeks before the inland plants. Clones have been raised from individuals of these different series. Fig. 13 (to the left) represents an individual from a clone obtained in 1921 by dividing a plant typical of the Kullen series (transplanted 1919), while the plant to the right

illustrates the individuals in a clone obtained the same year by dividing an inland meadow plant (transplanted 1919). The differences as to height and shape of leaves are plainly seen. The anatomical structure of the leaves of these clones is also different, as is seen in figs. 75 c and d. The cross-sections are made from leaves taken from the cultures in 1922. There is a slight but distinct difference in thickness. The thickness of the inland clone has been found to vary between $250\ \mu$. and $300\ \mu$., while the Kullen clone varies between $285\ \mu$. and $350\ \mu$. The loose tissues rich in intercellular spaces, which are typical of the inland leaf, contrast strongly with the compact tissues of the Kullen leaf. These differences in the anatomy of the leaf have been found to be very typical of other series from the coast (Varberg,



Fig. 13. *Leontodon autumnalis*. The type of the coast (to the left) and the inland type.

Bohuslän) and the inland. In places where meadows and pastures run down to the shore, there is a great confusion of different forms, as series from such localities show. Such series have been transplanted from Vellinge and Hallands Väderö on the west coast, and from Västervik on the east coast. They apparently represent different combinations between the coast type and the inland type.

Plants from the clones represented in fig. 13 have been crossed. The F_1 -generation is multiform with regard to hairiness and to the shape of the leaf. The further discussion of the segregation will be put off till the next generations have been raised. It should be said, however, that in the F_1 -generation already produced types of leaves have appeared which differ from both of the parents, for instance pinnate types with extremely narrow lobes (identical with the f. *coronopifolius* Lge. of the floristic handbooks).

A few words should be said in regard to the treatment by systematists of some of the forms of *L. autumnalis*. NEUMAN (1882—83), in our country, has discussed the various forms. The above coast type from Kullen, Arild and Varberg is apparently identical with the form described under the name f. *salinus* Aspegr. There is another similar form, which NEUMAN describes as f. *robustior*. It differs from *salinus* mainly in being shorter in stature and in having more succulent leaves. There seems to be little doubt that this form is merely a habitat modification of the former. For it has been found that plants answering to the description of f. *robustior* at the time of collecting have become taller and less fleshy upon cultivation as early as the year after transplantation. It is equally true, however, that the characteristics of these cultivated plants, which now match the plants of the coast type described above, are genotypically founded and are not to be regarded as modifications of inland plants.

In summarizing the results of the cultivations the following conclusions as to the existence of different hereditary types of *L. autumnalis* seem to be justified.

a. *The type of the interior of Scania.* The type includes rather tall plants with pinnatifid and usually hairy leaves. The leaf is composed of very loose tissues rich in air spaces.

b. *The type of the coast*, as obtained from Kullen, Arild, and Varberg. This is composed of plants lower in stature than the inland type. The leaves are coarsely dentated or almost entire, and always smooth. The leaf is composed of very compact tissues, poor in air spaces, and is somewhat thicker than the leaf of the inland type. The plants of this type flower about two weeks earlier than the inland type. The f. *salinus* Aspegr. of systematic handbooks seems to cover this coast type.

It may safely be held that the number of types characteristic of *L. autumnalis* in nature is not exhausted by these two. In sandy places along the coast plants with depressed, pinnate leaves are found, which have been described as f. *coronopifolius* Lge. The cultivated material of this form is too young, however, to permit of any definite conclusions as to the nature and importance of the form. The same is true of cultivated material of the Alpine forms of the species. It may be said, however, that the compactness and slight succulence of the leaves, characteristic of the coast type, seem to be characteristics of the Alpine forms as well, and are even more pronounced here than in the coast type.

D. MELANDRIUM RUBRUM.

No succulent coast form of this species seems to have been recorded. Such a form grows, however, on the sea cliffs of Kullen in N. W. Scania. It has been in culture for two years and does not yet show any decrease in thickness. Fig. 76 f represents a cross-section of a leaf of the ordinary type, cultivated since 1920, so common in the beech woods of Scania. Fig. 76 e shows a cross-section from the cultivated, succulent Kullen type made in 1922. The thickness of the leaves of the cultivated type of the beech woods varies between 295μ . and 350μ ., while the leaves of the cultivated plants belonging to the type from Kullen vary between 575μ . and 615μ . The measurements refer to well-developed rosette leaves in autumn.

Great variation is found within both types in regard to the shape and hairiness of the leaves, the shading of the red colour of the flower, etc., but the characteristics of the leaf thickness are peculiarly uniform in each of the two types.

It should not be thought that succulence is characteristic of the coast type of Kullen only. Alpine varieties of this species, now brought under culture, seem to be still more fleshy. The material is too young to allow definite conclusions to be drawn, but a few plants belonging to this Alpine type, transplanted from Jämtland in 1918 and cultivated by Professor NILSSON-EHLE in the same field as the above-mentioned Lowland types, have been examined as to leaf succulence this autumn (1922). The leaf thickness was found to vary between 645μ . and 735μ . Fig. 76 d represents a cross-section of a rosette leaf from one of these plants.

There are, no doubt, additional examples of thin-leaved inland plants represented by succulent types both along the coast and in the mountains. Preliminary work on *Rumex acetosa* L. seems to point in this direction. These coast and Alpine types of one and the same species represent an interesting illustration of the fact so well known among plant geographers that one and the same species may be found both along the coast and in the Alpine regions (SCHIMPER, 1908). It has yet to be shown, however, that these species really are represented by the same hereditary type in both localities. That this is not so in the case of the above-discussed plants seems certain.

The results of the cultivation of succulent coast types discussed above leave little room for doubt as to the genotypical differences between these types and the corresponding inland types. That the

presence of sodium chloride, in the amount found in the coast habitats, should in certain cases modify these coast types towards a degree of succulence not attained in the cultivated series (as we have found in the case of *Solanum Dulcamara* and *Leontodon autumnalis*) is not surprising when it is known that a great number of non-halophytic plants are also thus modified. There is — even in those series which have been found to be less succulent in the cultures than in their natural habitats — a distinct difference as to the thickness of the leaf between the cultivated coast types and the cultivated inland types from the Lowland. When the latter have been found to be thin-leaved, while the former, cultivated in the same bed under the same conditions, are found to be succulent, genotypical differences between both types as to leaf thickness must, no doubt, exist. This is made all the more plausible when the F_2 -segregation from the cross between the two *Matricaria* types, as well as the behaviour of the cultivated shade form of the Väderö *Solanum*, are remembered. The existence of succulent Alpine forms of some of these species also speaks in favour of the assumption that succulence by no means stands in any direct proportion to the quantity of mineral salts present in the different soils.

This does not lessen the importance of the fact of the modificatory action of salt upon the plant; it must be emphasised, however, that the results of the cultivations do not support the idea that the halophytic forms of thin-leaved inland species, found habitually along the coast, are modifications called forth in direct response to the saline soil. The classification of these forms into a group of »facultative» halophytes (WARMING, 1906) must therefore be refrained from. They are, on the contrary, to be considered as obligatory as most of the well-known species confined in nature to saline situations.

4. MATERIAL AND CULTURES OF DIFFERENT SPECIES OF HALOPHYTES.

The cultural experiments with species of halophytes have been largely confined to the genus *Atriplex*, and the discussion pertaining to this topic will therefore be limited to species belonging to that genus. *Atriplex patulum* L., although not a regular halophyte, has also been included in the discussion.

No other genus would seem so suitable for investigations of this kind as *Atriplex*. They are annuals, and several species of the genus have long been known to be exceptionally polymorphic. Various

forms, dwarf forms, forms presumably adapted to live on sandy shores, on rocky shores, on sea-weed banks, etc. have been distinguished within several species and named by systematists. The polymorphism has also been assumed to be due, to a certain degree, to the occurrence of hybrids between some of the species. The method largely employed in my own work has been to collect series of young plants of the various forms and species from different points on the Swedish coast for my cultures. As many as possible of these transplanted individuals have then been isolated with pergamin bags at the stage of flowering, and the offspring has been compared with the mother-plants. All the species investigated seed perfectly well when isolated in that way. The isolations have been continued for several years and a considerable number of biotypes have been isolated from the different species. A remarkable multitude of different hereditary forms have thus been found to build up the species in nature. The frequent self-fertilization, occurring also in nature, tends to preserve these different forms, thus giving rise to the perplexing polymorphism found. That this polymorphism is sometimes increased by crossings between different species, and by the direct influence of environmental factors upon the plants will also be shown. It has been thought best to discuss the different species separately.

A. ATRIPLEX LITORALE.

The species occurs commonly along the Swedish coast. It has a shallow root-system and is therefore limited to the lower portion of the beach, where it often roots in the sea-weed banks thrown up. Farther up on the sandy beach only dwarfed forms are produced. The plant flourishes best in sheltered places and keeps away from the most exposed localities (cf. also TURESSON 1919 a). It reaches its best development along the Sound; especially on the beach-lines bordering the bays and coves, where masses of *Fucus* and *Zostera* have collected. The dimensions reached by the plant along the Sound are not attained on the coast farther to the north, e. g. in Halland and in Bohuslän. The forms met with in sheltered places along the Sound are often tall, erect, and very robust, while the forms farther up on the more exposed west coast are lower of stature and more spreading. The question arose whether these differences between the forms of the Sound and those of the coast line to the north are hereditary or only modificatory and wholly due to differences in the environment. In

order to answer the question collections of seed and small plants were made in the years 1916, 1917 and 1918 from various places along the Sound and the coast strip of Halland and Bohuslän. A great many of the plants raised were isolated with pergamin bags during these and the following years and a representative collection of different biotypes was obtained. It was thus found that the *A. litorale* populations both of the Sound and of the Halland-Bohuslän coast were made

TABLE 3.

Field n:o	Middle length of main axis (in mm)	Middle length of basal branches (in mm)	Position of main axis	Position of basal branches	Leaf margin	Bractlets	Flowering	Place and year of coll. of the mother plant
171	1005	1035	Ascending	Ascending	Denticulate	Closed	Late	The Sound, 1916
172	980	965	Erect	»	Dentate	»	»	» »
175	970	990	»	Erect	Almost entire	»	»	» »
176	945	970	»	»	»	Spreading	»	» »
169	885	925	»	»	Entire	Closed	»	» »
170	860	870	»	Ascending	Almost entire	»	»	» »
177	810	840	»	»	»	Spreading	»	» 1917
178	805	825	»	Erect	Denticulate	»	Intermediate	» »
168	635	715	»	Ascending	Dentate	Closed	Late	» »
173	580	595	Ascending	»	»	»	Early	Bohuslän, 1918
174	540	600	»	»	»	Spreading	»	» »
155	510	545	»	»	Entire	Closed	Intermediate	Halland, 1917
159	425	430	Procumbent	Procumbent	Almost entire	Spreading	Early	» »
160	410	460	Prostrate	Prostrate	»	»	»	» »
156	405	480	Procumbent	»	Dentate	»	Intermediate	Bohuslän, 1917
158	375	415	»	»	»	»	Late	The Sound, 1916
157	330	405	Prostrate	»	»	»	Intermediate	» »

up of a large number of biotypes often differing noticeably from each other in various respects. It was also found that certain biotypes, representing certain combinations of characters, could be repeatedly isolated from the population of the Sound but not from the Halland-Bohuslän coast. The additional fact was also brought to light that certain combinations very characteristic of the northern coast strip occurred but sparsely along the Sound. Table 3 gives the characteristics of 17 biotypes, most of them in culture since 1916—1917. The middle values of the length of the main axis and of basal branches have been based upon the measurements of the first

30 plants in the row of each biotype. The angle taken up by the main axis and the basal branches (columns 4 and 5) has been indicated by the terms erect, ascending, procumbent and prostrate. The measurements were made in 1921, and the different biotypes are arranged as to the length of the main axis (column 2).

The biotype represented by field no. 169 is figured in fig. 14, field nos. 170 and 168 are shown in figs. 15 and 16, and nos. 159 and



Fig 14. *Atriplex litorale*, field no 169. Plant to the left raised under ordinary field condition; the plant to the right raised in sand culture.



160 in figs. 17 and 18. The biotypes represented are selected so as to give an idea of the great variability in branching habit. It should also be said that each of the 17 biotypes in the list appear to be constant throughout, the small differences seen between the individuals of the same type being certainly due to fluctuations in soil etc. They resemble in all essentials the separate mother-plants from which they originated. This fact speaks in favour of the assumption that autogamy is the rule in this species. A few mother-plants have upon iso-

lation given offsprings showing segregation as to branching habit, time of flowering, colour of leaves, shape of leaf margin, etc., but these families have been found to be in a decided minority.

The pure cultures of biotypes of *A. litorale* comprised in 1921 36 different kinds. About half of the number of the pure cultures comprised only 15—25 individuals in each family and have on this account been excluded from the table. The number of isolated bio-



Fig. 15. *Atriplex litorale*, field n:o 170.

types could easily have been increased were it not for practical difficulties with regard to the space of ground needed and the care required for a greater number of isolations. The material at hand, however, is quite sufficient to make clear the marked hereditary differences between the different biotypes. In the 17 cultures of biotypes none is found to represent the combination of characters typical of another. Between some of them only small differences are seen, but these differences repeat themselves with absolute exactness every year.

Only one character is found to be less distinct in certain years, viz. the time of flowering. In years when development is retarded and the flowering period is detained because of cold and rainy weather the flowering times of the different biotypes almost coincide, and differences are hard to detect. Such was the case this summer, while in 1921 as well as in 1920 the differences as to this character were beautifully seen.

The variations as to branching habit, leaf character, bractlets, etc.

seen in a natural population of *A. litorale* are probably in most cases due to the occurrence in the same habitat of a mixture of distinct biotypes each representing a distinct combination of hereditary characteristics. It should not be thought, however, that environmental factors may not influence the habitus. Modificatory dwarf forms are often developed in the upper part of the beach, probably on account of an insufficient water supply. Similar plants differing much in size from individuals of the

same biotype growing under ordinary field conditions are invariably produced when allowed to develop in sand culture. Fig. 14 shows the habitus of two individuals belonging to the same biotype (field no. 169) of which the one to the left has developed under the normal conditions of the experimental fields, while the dwarf to the right has been raised in sand culture.



Fig. 16. *Atriplex litorale*, field no. 168.

There is also another group of modifications, viz. the modificatory prostrate forms, which afford much interest. The prostrate habit of growth, which in some biotypes is a hereditary character (as in field no. 160, fig. 18) might sometimes, especially in exposed localities, become developed as a result of response to environmental factors. I have in a former publication tried to show (TURESSON 1919 a) that exposure to great light intensity produces this modificatory prostrateness. Species belonging to the genus *Atriplex* were also mentioned which possessed different

hereditary branching types, one erect in ordinary light and one prostrate in ordinary light (*A. latifolium* and *A. patulum*), of which the former type could be induced to become more or less plagiotropic when exposed to light of great intensity. An erect type of *A. litorale* was also experimented with on that occasion, but this was found to be the least sensitive of the different forms (belonging to other species) tried. Since then instances of modificatory prostrateness have also



Fig. 17. *Atriplex litorale*, field no. 159. The upper plant grown under ordinary field condition; the lower plant raised in sand culture.

been found in *A. litorale*. It is especially the procumbent biotypes which are apt to become modified in that way. Prostrate modifications almost always result when individuals belonging to these types are allowed to develop in the sand

culture, where much light is reflected from the white sand and where the plants, because of their reduced size, do not shade one another. Fig. 17 shows the habitus of two individuals belonging to the same biotype (list no. 159) of which the upper plant has been raised in the ordinary field culture, while the lower plant

illustrates the modificatory prostrate habit of growth attained in the sand culture. When modificatory and hereditary prostrates occur together on the exposed beach some difficulty is experienced in separating the different types, and the cultivating of the forms becomes necessary. Prostrate modifications of erect types have not been found. The ascending types may become influenced to a limited degree and are then hard to distinguish from the procumbent types. These latter are most readily induced to become prostrate.

The distribution in nature of the different types of branching is very interesting. The erect type of branching so characteristic of the types of the Sound has not been found in any of the series of young plants and seed collections obtained from the Halland-Bohuslän coast. The tall and erect branching type, if not entirely lacking, must be but sparsely distributed in that region. Extensive series from Kristineberg and Marstrand in Bohuslän and from Varberg, Falkenberg, Halmstad, Båstad and other places along the Halland coast have upon cultivation only given plants belonging to the ascending, procumbent and prostrate types of rather low stature. A few of these types are still being kept in pure cultures (see the table). There is another characteristic of these types. They have been found to flower earlier than most of the types occurring along the Sound. The difference in the time of flowering for in-

stance, between field no. 169 from the Sound and list no. 173 from Bohuslän (see the table) amounts to about 14 days. As has been remarked this difference in flowering-time may become less distinct in certain



Fig. 18. *Atriplex littoralis*, field no. 160.

years, but in years with normal weather conditions the difference is always seen. The difference in flowering-time between the Sound types and the Halland-Bohuslän types is generally less than 14 days; there is usually about a week's difference between the two groups.

The tall, erect types are the most common in the Sound region, the ascending ones are somewhat less frequently distributed, while the procumbent and prostrate types are very rare. The gigantic dimensions attained by the *A. littoralis* vegetation along sheltered sea-weed banks of the Sound, both as to height and as to extent, are thus seen to be due not only to the occurrence of more favourable localities for the plant in this region as compared with the more exposed northern coast strip but also to the occurrence of hereditarily more robust and taller types than are found in the populations to the north.

The limited number of cultivated types from the eastern coast

strip seems to indicate that the *A. litorale* types inhabiting this coast strip differ genetically both from the plants typical of the Halland-Bohuslän coast and from those of the Sound region.

B. *ATRIPLEX BABINGTONII* WOODS.

This species occurs along the west coast as far to the south as Kulen. It is only found sporadically along the Sound. It has also been found quite typically at Stenshuvud on the east coast of Scania, and occurs



Fig. 19. *Atriplex Babingtonii*. Ascending and procumbent types.

likewise on Öland and Gottland. The plant has a deep-ground root-system and generally occupies the upper supralittoral belt of the beach. A number of biotypes have been isolated from this species also but no



Fig. 20. *Atriplex Babingtonii*. A prostrate type.

differences in the geographical distribution of the types have been found. Populations from Bohuslän, Halland and Gottland show the same mixture of types as to branching habit, leaf margin, bractlets, etc. Auto-

gamy does not seem to be the rule in this species. In all localities where *A. Babingtonii* co-exists with other species of the genus, for instance with *A. latifolium* Wg., hybrids are found. The hybrids are in fact much more common on our west coast than *A. Babingtonii* itself. It is only in places, where the zones of the beach for some reason or other are devoid of other *Atriplex* species, that *A. Babingtonii* is found in its typical form.

The branching types usually found in *A. Babingtonii* are the ascending and the procumbent ones (fig. 19). The prostrate (fig. 20) type is less common. No biotype characterized by wholly erect growth has yet been isolated.

C. ATRIPLEX PATULUM L.

This species has been considered to be one of the most variable in the genus, and forms presumably adapted to live on cultivated ground, on sandy shores, and on rocky shores, etc. have been distinguished and named by systematists. I have shown in a previous paper (TURESSON, 1919 b) that the great variability assumed by some

TABLE 4.

Field no.	Position of main axis	Position of basal branches	Leaves with or without scurf	Margin of the terminal part of the basal leaves	Bractlets
6	Erect	Ascending	Almost without	Denticulate	Small
7	»	»	»	Entire	»
8	»	Procumbent	With	Dentate	»
3	»	Prostrate	Almost without	Entire	»
4	»	»	Without	»	»
5	»	»	Almost without	Denticulate	»
209	Prostrate	»	With	Entire	»
211	»	»	Without	»	»
212	»	»	»	»	Leafy

writers to be peculiar to *A. patulum* has been due to a confusion of this species with forms belonging to another species, which is strictly confined to the salt water shores. This species will be dealt with in the following.

A. patulum, on the contrary, is a typical anthropophyte, which only goes down on the beach in places, where cultivated fields are close by or where refuse and rubbish has collected. Autogamy seems to be the rule in this species, and numerous biotypes, different as to branching habit, leaf character, bractlets etc., are easily raised, when different mother-plants are isolated. A great number of such isolations were made in 1916 and 1917. A few of the resulting pure cultures are still kept. Table 4 shows the combination of the most important characters realized in these different pure cultures.

Fields nos. 6 and 3 are shown in figs. 21 and 22, and field nos. 5 and 209 in fig. 24 (the main axis of this type is erect but it is sooner

or later bent by the wind) and in fig. 23. When growing, as it usually does, on much trodden road-sides or in crowded fields it becomes sometimes much dwarfed. The erect type will then in most cases

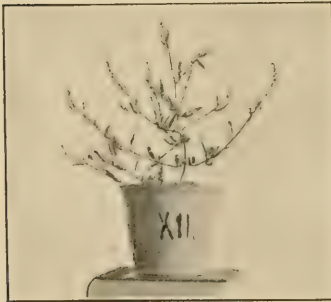


Fig. 21. *Atriplex patulum*, field no. 6. The upper under normal field conditions, the lower under sand culture conditions. Pots 12 cm. high.

have an appearance corresponding with the lower plant in fig. 21, which belongs to the same biotype as the upper plant (field no. 6). It has been raised in sand culture. Plants belonging to the



Fig. 22. *Atriplex patulum*, field no. 3.



Fig. 23. *Atriplex patulum*, field no. 209. The upper under normal field conditions, the lower under sand culture conditions. Pots 12 cm. high.



prostrate type will similarly take on the habitus shown by the lower plant in fig. 23, which is a modification of the upper plant (field no. 209) and is raised in sand culture. These prostrates become even more stunted and dwarfed when growing as a weed in the corn-fields of southern Sweden; they often do not exceed 10 cm. when spread out.

The different biotypes occur almost indiscriminately through southern and middle Sweden in cultivated places. There is one habitat, however, which has been found to exclude all types which do not



Fig. 24. *Atriplex patulum*, field no. 5.

show a prostrate habit of growth. In the stubble-fields of southernmost Sweden, where *A. patulum* grows as a weed, only the prostrate races of the species are found, together with other annuals low in stature, such as *Anagallis*, *Odontites*, *Euphorbia exigua*, *Stachys arvensis* etc. The offspring from isolated mother-plants collected in the stubble-fields might vary as to all other characters, in the shape of the leaves, in characters of leaf margin, in the size of the bractlets, etc., but they all show the prostrate habit of growth. They escape, apparently, the fatality which inevitably meets the erect races in this habitat, viz. that of being cut down and deprived of fructification.

A. patulum var. *erectum* Huds. of the floristic handbooks includes most of the types with an erect habit of growth, while the var. *angustifolium* J. E. Sm. comprises a great assemblage of prostrate types together with dwarfs and hunger forms of the preceding types.

D. ATRIPLEX SARCOPHYLLUM.

The *A. patulum*-like shore Atriplices with thick and fleshy leaves are here grouped under this preliminary name. I have shown in a former publication (TURESSON, 1919 b) that these forms have been erroneously grouped with *A. patulum*, which species they resemble in the shape of the leaves. They form together one of the most distinct species in the genus, systematically and ecologically, and occur almost along the whole Swedish coast, occupying the zone nearest to the water (the lower supralittoral belt), where no other species of the genus thrives well. They flower earlier than any other species of the genus, as early as May and June. Sets of seeds and young plants of forms belonging to this species have been collected from some thirty different localities and cultivated, and a remarkable hereditary variation has been found to occur. Furthermore, the geographical distribution of the various forms is of great interest. It is found that the eastern coast strip is inhabited by a certain group of forms distinctly different from the population inhabiting the Sound region, and both these groups of forms differ again from the forms found on the western coast strip. It is preferable to discuss these different geographical groups separately.

a. *The type of the eastern coast strip.*

The forms of this type have the general characteristics of the whole group: thick and fleshy, rhombic-lanceolate leaves; long, unbranched and, in the upper part, leafless inflorescences; early flowering etc. The eastern forms differ from the rest in the branching: they are erect, with the basal branches ascending. They have in addition somewhat thicker leaves than the forms of the Sound and the western coast (see figs. 74 e and f). The mean leaf thickness of the east coast type has been found to vary between 945 μ . and 1155 μ ., while that of the Sound type varies between 893 μ . and 1067 μ .. For purpose of comparison it may be mentioned that the thickness of *A. patulum* has been found to vary between 315 μ . and 525 μ .. The values refer all to cultivated biotypes. The fruiting bractlets of these eastern forms are



Fig. 25. *Atriplex sarcophyllum* from the east coast (Oxelösund).
Pot 12 cm. high.



Fig. 26. *Atriplex sarcophyllum* from the east coast (Gottland). Pot 10 cm. high.

often smaller in size and more fleshy than in the other forms. When it is examined in the field, an impression of the great homogeneity of the type is obtained. When brought into culture, however, a number of different forms can be isolated. The offspring obtained from isolated plants appears to agree in all details with the respective mother-plants, indicating autogamy in a state of nature also. The following enumeration refers to biotypes now kept

in pure cultures. The place and year of collection of the original mother-plants are also given together with short notes (taken in 1922)

on the characteristics of the resulting pure cultures. The number of individuals in each pure culture varies this year between 15—25.

- Nämndö, off Stockholm, 1920; plants of rather low stature; leaves deep blue-green.
- Oxelösund, Södermanland, » ; plants stouter and considerably more branched than the former; not quite as blue-coloured. Shewn in fig. 25.
- Getå, Östergötland, » ; plants resembling in all essentials the Nämndö form.
- Västervik, Småland, » ; plants resembling in all essentials the Nämndö form.
- Kalmar, Småland, » ; plants more slender than any of the former; the margin of the fruiting bractlets denticulated.
- Kastlösa, Öland, 1918; low of stature compared with most of the other forms; inflorescences short and contracted.
- Slite, Gottland, 1920; low of stature; leaves and stems brightly anthocyan coloured. Illustrated in fig. 26.

The individuals of these cultivated biotypes differ markedly only in one respect from the plants in the natural habitat, viz. in size. The »wild» plants are dwarfs compared with the plants obtained in the cultures. The thickness of the leaves is often greater in the cultivated biotypes than in the plants from the natural habitat, apparently because of the better development of the former plants. The thickness of the leaf attained in the cultivated Kastlösa forms, for instance (prepared from the cultivated material, 1922) has not been found in any material from natural habitats, where the thickness of the leaves varies around 1000 μ . In the Kastlösa form the leaf thickness has been found to attain 1155 μ .

The forms making up this eastern type of *A. sarcophyllum* have been followed from the islands outside of Stockholm to Karlskrona in Blekinge (the province east of Scania). The group has been described under the specific name of *A. praecox* by HÜLPHERS (LINDMAN, 1918), and a form with contracted inflorescences apparently belonging to this group (and perhaps identical with my cultivated Kastlösa form) has been described by JOHANSON (1897) from Gottland under the name *A. patulum* f. *globosum*.

b. *The type of the Sound region.*

When collecting material for my cultures in 1916 I was much struck by a small *Atriplex* form growing abundantly along the marshy shore line at Limhamn, near Malmö. It was already in flower in May and had thicker leaves than other forms of the genus growing in the same place. Several of these Limhamn plants were isolated and pure cultures were obtained, some of which are still being kept. The



Fig. 27. *Atriplex sarcophyllum* from the Sound; field no. 45; ascending-erect form. Pot 12 cm. high.

material has been increased by forms collected in their natural habitats from the following additional places: Vellinge, Klagshamn, Arlöv, Lomma, and Landskrona. A number of biotypes, differing in small points, have been isolated from this material. They resemble the forms of the eastern coast type in being early (they are even somewhat earlier than these), in having thick, fleshy leaves (see fig. 74 f) and with regard to the form of the leaves as well as of the inflorescences. There are, however, some important differences between the two groups of forms. Towards maturity the oldest fruiting bractlets in the inflorescences of these forms become large and leafy, and their petioles elongate, attaining a length of sometimes up to 3 cm. These charac-

teristics are also seen in individuals collected in the natural habitat. Another point of difference from the preceding type is the colour of the leaves, which is almost always bluish-green in the *praecox*-type but dark green in the Sound type, both cultivated and »wild». The branching habit, which in the *praecox*-type is ascending-erect, is often procumbent, or even prostrate, in the Sound type. The margin of the leaves as well as of the bractlets may vary as in the case of *praecox*, but it is most often entire. Fig. 27 (field no. 45) shows one of the ascending-erect biotypes and fig. 28 (field no. 30) one of the prostrate ones, both isolated and pure cultured from the original Limhamn



Fig 28. *Atriplex sarcophyllum* from the Sound; field no. 30.
Prostrate form. Pot 12 cm. high.

plants. It should be said that long-stalked fruiting bractlets are also developed when the plants are allowed to develop in sand culture.

Two individuals, one from a pure culture of field no. 45, the other a pure culture of the *Kastlösa-praecox* (see above) were isolated within the same pergamin bag in 1920 with the object of procuring hybrids between the two types¹. A large number of seeds were obtained and sown, and 60 individuals from these cultures were isolated in 1921. Only one of these isolated plants has shown segregation this year, the rest are either typical no. 45 or typical *Kastlösa-praecox*. The

¹ Castrations, unfortunately, cannot be made in the genus *Atriplex* because of technical difficulties.

segregating plant differed from the rest even in 1921, and aroused the suspicion of being a bastard-plant between the two types. It showed the branching habit of no. 45, but the fruiting bractlets resembled the *praecox*-type, with the exception of a few, which showed a tendency to become leafy. Fig. 29 shows this plant. The offspring of the plant shows segregation with regard to branching habit, bractlets, leaf colour etc., and a few of the individuals have much resemblance to the parent plants. A full account of this segregation, however, must be postponed until the next generation has been grown.

The Sound type of *A. sarcophyllum* was held to be a mere modifi-



Fig. 29. *Atriplex sarcophyllum*. A F_1 -plant from the cross between the east coast and the Sound types.

cation in one of my former publications (TURESSON, 1919 b), as a result of insufficient experience in regard to the behaviour in culture of the types of the eastern and western coast strips. The hereditary nature of the characteristics peculiar to the Sound type is now beyond all doubt. The forms belonging to this type grow abundantly on the marshy coast strip along the Sound. A form belonging to the group was described as long ago as 1838 by DREJER from near Copenhagen under the specific name *A. longipes*. The name has disappeared from modern handbooks, or else it has been discarded with the remark that it refers to abnormal plants of other species, the »abnormal» charac-

teristic meant being the long-stalked, leafy fruiting-bractlets. Probably the name *A. patulum* f. *hololepis* Fenzl., current in some of the systematic handbooks, also belongs to this type.

c. *The type of the western coast strip.*

Forms belonging to this type are already found in the region of Kullen, in north-western Scania, and they extend at least as far as to the middle part of Bohuslän. Cultivated material from along this coast strip shows a great hereditary variation. Individuals with leafy, long-stalked fruiting bractlets are entirely absent. The forms of this type show most resemblance to the *praecox*-type as to fruiting bractlets, but the branching habit is different. They are usually much branched at the base and most often prostrate both as to main axis and as to basal branches. A number of biotypes have been isolated since 1917, when the first individuals of this type were brought into culture. Table 5 characterizes the most important biotypes now in culture, and gives information as to the place and year of the collection of the original mother-plants.

TABLE 5.

Field no.	Position of main axis	Position of basal branches	Colour of leaves	Nature of leaf margin	Place and year of coll. of mother-plant
63	Ascending-erect	Procumbent	Blue-green	Entire	Marstrand, Boh., 1920
64	Procumbent	»	»	»	Varberg, Hall., 1919
65	»	»	Dark-green	Denticulate	» » »
66	Prostrate	»	»	Entire	» » »
67	»	»	Blue-green	»	Falkenberg, Hall., 1919
120	»	Prostrate	Dark-green	»	Hall. Väderö, Scania 1917
122	»	»	»	Denticulate	» » » »
125	»	»	Blue-green	Dentate	» » » 1918
128	»	»	»	Entire	» » » »

Field nos. 63 and 64 are shown in figs. 30 and 31, and field nos. 120 and 128 in figs. 32 and 33. Some of the isolated plants gave an offspring which corresponded in every characteristic with their original mothers indicating autogamy, others showed segregation as to leaf colour, leaf margin, and branching habit. Self-fertilization seems to be the rule in most of the forms, however, as cases of vicinism are very rare in the plants sown from seed harvested from unprotected individuals in the cultures, where a number of different biotypes are grown close by.

The biotypes tabulated above differ in a number of characters not indicated in the table. The width and length of the fruiting bractlets, for instance, vary with the different biotypes within narrow but distinct limits. The length of the fruiting bractlets of the biotypes represented by field nos. 63, 66 and 120 are given here. The fruiting bractlets are taken from one individual in the case of no. 63 and from three individuals (a, b, c) each of nos. 66, 120. The measurements were



Fig. 30. *Atriplex sarcophyllum* from the west coast; field no 63. Ascending-erect form. Pot 12 cm. high.

made in 1921 from the pure cultures, and 300 fruiting bractlets were taken from each individual. The distribution in the different length classes (in mm.) is as follows:

	2	4	6	8	10	12	14
no. 63			152	100	38	7	3
no. 66 a	112	159	25	4			
b	107	158	29	6			
c	104	147	35	12	2		
no. 120 a	65	195	30	6	2		2
b	72	180	29	10	5		4
c	63	170	37	15	9		6

There are also additional small points of difference between the different biotypes, although they are immaterial in this discussion.



Fig. 31. *Atriplex sarcophyllum* from the west coast; field no. 64. Procumbent form. Pot 12 cm. high.

They all differ from the *praecox*-type in having a procumbent or a prostrate mode of growth. In rare cases the main axis may be nearly erect (cf. field no. 63) but the basal branches show in all cases a powerful development as compared with the main axis. The thickness of the leaves is about the same as in the



Fig. 32. *Atriplex sarcophyllum* from the west coast; field no. 120. Prostrate form. Pot 12 cm. high.

Sound-type. The time of flowering is somewhat later than in the case of the *longipes*- and *praecox*-types. It falls in the latter part of June, sometimes as late as in the first part of July.

In certain places on the western coast, where an abundance of other species of the genus, such as *A. Babingtonii* and *A. latifolium*, occur, hybrids between the west coast type and these latter species become so frequent that it is sometimes difficult to find typical individuals of the type in question. This is the more remarkable as cases of vicinism have been very few in my cultures (see above). Different forms of the type might behave differently as to the mode of fertilization. The relatively late flowering probably favours a certain degree of hybridism with other species. The western type flowers late enough to find particularly early individuals of other species flowering at the same time.

The northern limit of extension of the forms belonging to this western type has not yet been determined. They have been found to



Fig. 33. *Atriplex sarcophyllum* from the west coast; field no. 128. Prostrate form. Pot 12 cm. high.

be common at least to the middle part of Bohuslän. Undoubted intermediates between this type and the Sound type have been found this year at Helsingborg. Their behaviour will be followed in cultures. As to the systematics of the forms belonging to the western type of *A. sarcophyllum* the name *A. hastifolium* Salisb. has been adopted to cover the group (by LINDMAN, 1918). The name *A. patulum* var. *sarcophyllum* Neum., covers some of the forms characteristic of the type.

5. MATERIAL AND CULTURES OF INLAND AND COAST FORMS OF *SEDUM MAXIMUM* (L.) SUTER.

The material of *Sedum maximum* comprises about 300 individuals transplanted from their natural habitats and now growing in the experimental field. They come from Bohuslän, from Halland, from several points in Scania, from Småland and from the islands off Stock-

holm. A few of the series cultivated since 1919 and 1920 (the years of transplantation) will be briefly dealt with below.

My attention was first drawn to the plant in 1919 at Kullen in



Fig. 34. *Sedum maximum*. The sea cliff type of the west coast.



Fig. 35. *Sedum maximum* from Hallands Väderö.

N. W. Scania. Small, stunted plants of the species grow here in the crevices of the exposed sea cliffs. The leaves of these individuals were found to be folded and brightly anthocyanic in colour. They were at that time thought to be modifications of the green or glaucous, flat-

leaved inland-*maximum* called forth by the extreme habitat conditions of the sea cliff. A few of the cliff individuals were excavated and brought home in order that the reversion to the inland form might be followed more closely. This reversion has not yet taken place, however. The plants have, on the contrary, developed their original peculiarities still more with increasing age and growth. Fig. 34 (to the right) shows one of the plants, once a stunted, single stemmed dwarf,



Fig. 36. *Sedum maximum* from Stenshuvud (to the left) and from S:t Olof (to the right).

now one of the largest in culture. The leaves are permanently dark red in colour and much folded, as is plainly seen from the photograph. A second series from this locality composed of 26 individuals was brought home in 1920. The slight variation within this series, as seen in 1922, may be briefly noted: the number of flat-leaved individuals is two, the rest have folded leaves; the pure green-leaved individuals number 6, the rest have dark red leaves. The series further includes plants with ascending and with erect stems (fig. 34, to the left) in about equal number.

It is thus seen that when a greater number of plants is taken, individuals with the characteristics of the inland form are also found to occur. It is, however, a point of much interest that these latter occur in a decided minority. The same has been found to be true of cliff series from Varberg in Halland and from Bohuslän. The *Sedum maximum* vegetation of the rocky shores of Hallands Väderö, which would be expected to come close to that of Kullen, is made up of individuals the majority of which are flat-leaved and glaucous. It should be remembered, however, that the rich, herbiferous woods making up the interior of that island and in close touch with the rocky shore include a multitude of *Sedum maximum* much resembling in certain characters the ordinary inland type, which, no doubt, incessantly recruits the shores with individuals of its own type. The leaves of the plants from the woods have a typical shade-leaf structure, as has already been pointed out by LUNDEGÅRDH (1919), while the plants from the rocky shores have sun-leaf structure. The shade-leaf structure of the woodland plants is only a modification, which had entirely disappeared in 1922 in all individuals brought home from the island in 1919. Fig. 35 shows two plants, one prostrate, the other almost erect, both belonging to this woodland series.

The folded leaf *maximum* typical of the exposed sea cliffs of the west coast has also been found on the east coast of Scania, viz. on the cliffs at Stenshuvud. The folded individuals, however, are here mixed with flat-leaved in about equal proportions. The folding, further, is not so pronounced in the Stenshuvud plants as in the west coast plants. Fig. 36 (to the left) shows a leaf-folded individual from Stenshuvud. The colour of the leaves of these plants is pure green, not anthocyanic except towards autumn. The Stenshuvud series is thus seen to be rather different from the west coast series, even if certain characteristics of the west coast cliff type may be traced in some of the individuals.

The series cultivated and examined from further up the east coast, viz. from Oskarshamn and Västervik in Småland and from the islands off Stockholm have only been found to comprise rather long-stemmed, flat-leaved individuals, the majority of which have been found to be glaucous. Some series, for instance those from Stockholm, show all kinds of branching habit. Fig. 37 illustrates 3 plants belonging to a series of 15 brought home in 1920 from Nämndö (an island off Stockholm). The prostrate plant is the only one in the collection, the erect habit characterizes a few, while the ascending habit predominates.

Inland *maximum* has been collected in several places in Scania.

Series from mountain hills in N. E. Scania (e. g. Balsberg, not far from Christianstad) include individuals with somewhat folded green leaves and rather varying branching habit (erect and ascending), while those series collected in the southern part of the province (e. g. 10 km. to the east of Malmö, in the vicinity of St. Olof, and at Hörby) only include green, flat-leaved, tall and erect individuals. The latter series have been found growing along road sides and cultivated fields and may be garden escapes, although this point is very difficult to settle. In fig. 36 (to the right) a plant from the St. Olof series is shown. It has the typical habitus of the Lowland series of the interior, flat, pure green (sometimes indistinctly glaucous) leaves, and taller stems than in



Fig. 37. *Sedum maximum*. The type of the eastern coast strip of middle Sweden.

the plants of the west coast series. It has furthermore an erect habit of growth (the angle of the base of the stem is brought about by wind action).

In summarizing the results of the cultivation of different inland and coast forms of *Sedum maximum* the following grouping of the forms with regard to their natural habitats might be made:

a. *The type of the exposed sea cliffs of the west coast.* The leaves of this type are in the majority of cases folded and permanently dark red (anthocyanic) in colour.

b. *The mixed type of Stenshuvud and the interior of N. E. Scania.* The series of this type is made up of individuals both with folded and with flat leaves. There is no red colour in the leaves except occasionally in autumn.

c. *The type of the eastern coast strip of middle Sweden.* The plants of this type are somewhat more long-stemmed, have flat and glaucous leaves.

d. *The type of the cultivated regions of the southern interior of Scania.* This is taller than any of the preceding types, has an erect habit of growth and flat, green (rarely indistinctly glaucous) leaves. The type may be a garden escape, although evidence in that direction has not been forthcoming.

6. MATERIAL AND CULTURES OF INLAND AND COAST FORMS OF *ARMERIA VULGARIS* WILLD.

Sets of turfs of this variable species have been collected in the years 1918—1922 from various places along the coast and from the interior and grown in cultures. The sets obtained from the west coast, viz. from Marstrand, Bohuslän, 1920; Varberg, Halland, 1920; Hallands Väderö, Scania, 1919 and Vellinge, Scania, 1918 show a remarkable variation as to the scape (hairy and smooth), length and shape of the bracts, hairiness of the calyx etc. Plants transplanted from localities on the south and east coasts of Scania, viz. from Trelleborg and Löderup (brought under culture in 1919 and from Vik, Vitemölle and Åhus (brought under culture in 1919) do not vary to the same extent. Cultivated material from the east coast farther to the north shows again some variation, viz. the set from Karlskrona, Blekinge (transplanted in 1920) and the set from Kalmar, Småland (also transpl. in 1920), while the sets obtained north of Kalmar, viz. from Oskarshamn (in 1920) and Västervik (in 1920) show but small variation. The same is also true of cultivated material from the interior, which includes series from Vombsjön (Öved) and Tollarp in Scania (brought under culture in 1919), from Jönköping in Småland (cultivated since 1920) and from Flottsund, Uppland (cultivated since 1921). Besides the cultivated collections mentioned above, smaller ones comprising only few individuals have been grown from additional localities. Cultivated series collected in 1922 include material from several points on the Norwegian coast (Bergen, Aalesund, Molde), but these will not be considered here at any length.

In order to make clear the different degree of variability within cultures from different localities a few of the series are tabulated below. In the following table (table 6) the individuals from the Marstrand culture are put together.

The only character changed through the cultivation is the length of the scape and the leaves (not shown in the table). The other characteristics typical of the different individuals have not undergone any observable changes during cultivation. Even such characteristics

as the time of flowering and the colour shade of the flowers, to be discussed in the following, have kept constant. The tabulated plants show, for the rest, very different combinations of characters; hairy scape, blunt bracts, and hairiness along the calyx ribs (field no. 1); smooth scape, blunt bracts, calyx hairy throughout (field no. 2); smooth scape, short bracts (e. g. bracts somewhat more elongated than in the case of the blunt ones) and hairiness of calyx mostly collected along the ribs (field no. 8), etc. In order to demonstrate the variation within

TABLE 6.

Field no	Length of longest scape in 1922 (in mm.)	Length of longest scape in 1920 (in mm.)	Character of scape (Hairy or Smooth)	Length of bracts	Shape of bracts	Hairiness of calyx
1	146	96	Hairy	Shorter than the head	Blunt	Along ribs
2	198	149	Smooth	» » » »	»	Hairy throughout
3	212	148	»	» » » »	»	Mostly along ribs
4	206	180	Hairy	» » » »	Short	»
5	188	146	Smooth	» » » »	»	Along ribs
6	202	186	»	» » » »	Blunt	»
7	218	211	»	» » » »	»	»
8	200	151	»	» » » »	Short	Mostly along ribs
9	168	98	Hairy	» » » »	Blunt	Along ribs
10	212	145	Smooth	» » » »	»	Mostly along ribs
11	225	172	Hairy	» » » »	»	»
12	211	183	»	» » » »	»	Along ribs
13	205	194	Smooth	» » » »	Short	»
14	216	159	»	» » » »	»	»
15	205	177	»	» » » »	»	»
16	195	165	Hairy	» » » »	Blunt	»
17	178	150	»	» » » »	»	Mostly along ribs

a set of plants collected farther to the south the Hallands Väderö culture is tabulated below (table 7).

The culture from Hallands Väderö differs in some points from the Marstrand culture. The length of the scape is longer in the Hallands Väderö culture, and the length of the bracts is variable. There is, moreover, a considerable variation as to the combination of characteristics typical of the different individuals in the series. As to the changes brought about through cultivation only the length of the scape has been influenced; it has become longer as have also the leaves. No other changes from 1920 to 1922 have been observed. There are,

however, some additional points of differences between the Väderö and the Marstrand cultures not shown in the tables. The leaves of the Marstrand plants are throughout narrower but thicker than those of the Väderö culture. They are about 2 mm. wide in the latter but hardly 1 mm. in the former plants. The anatomical structure of the leaf is also totally different in the two cultures. Fig. 74 c is a cross section of a leaf from a Marstrand plant taken from the culture in 1922. There are 3—4 layers of palisades on the upper side but none

TABLE 7.

Field no.	Length of longest scape in 1922 (in mm.)	Length of longest scape in 1920 (in mm.)	Characters of scape (Hairy or Smooth)	Length of bracts	Shape of bracts	Hairiness of calyx
1	248	228	Hairy	Shorter than the head	Short	Along ribs
2	273	218	»	» » » »	Blunt	»
3	259	245	Smooth	» » » »	»	»
4	268	208	Hairy	» » » »	Short	Mostly along ribs
5	167	124	»	» » » »	Blunt	Along ribs
6	361	250	Smooth	» » » »	»	Hairy throughout
7	238	202	Hairy	As long as the head	Short	Mostly along ribs
8	300	252	»	Longer than the head	Long and pointed	Along ribs
9	234	140	Smooth	Shorter than the head	Blunt	»
10	305	168	Hairy	» » » »	»	Hairy throughout
11	260	164	»	» » » »	Short	Along ribs
12	339	185	»	» » » »	Blunt	Mostly along ribs
13	220	190	»	» » » »	»	Along ribs
14	226	200	Smooth	As long as the head	Short	»
15	294	260	Hairy	Shorter than the head	»	»

in the lower. The plants collected on the Norwegian coast seem to correspond with the Marstrand plants as to the length of the scape and with regard to the anatomical structure of the leaves. The Väderö plants resemble more the inland form of *Armeria vulgaris* as to the structure of the leaves. The leaf structure of the inland form (from the Tollarp culture, 1922) is seen in fig. 74 d. There is here a tendency to isolaterality, two layers of palisades being the rule on the upper side and 1—2 layers on the lower side. The Väderö plant has most often one layer of palisades on the lower side (cf. WARMING, 1897). The colour of the flowers is another point of difference; it is deep red in

the Marstrand plants but rose-coloured or pink in the Väderö plants. This difference is as plain now as it was in the first year of culturing the plants. When examined in the field it is found that the plant along the coast of Norway and in Bohuslän has this characteristic colour, while the change to the rose colour probably takes place in Hal-

TABLE 8.

Field n:o	Length of longest scape in 1922 (in mm.)	Length of longest scape in 1919 (in mm.)	Characters of scape (Hairy or Smooth)	Length of bracts	Shape of bracts	Hairiness of calyx
1	415	245	Smooth	Longer than the head	Long and narrow pointed	Along ribs
2	346	302	»	» » » »	» » » »	»
3	270	218	»	As long as the head	» » » »	»
4	429	285	»	Shorter than the head	Long and pointed	»
5	508	315	»	» » » »	Long and narrow pointed	»
6	440	298	»	» » » »	» » » »	»
7	405	325	»	Longer than the head	Long and pointed	»
8	412	317	»	» » » »	» » » »	»
9	333	297	»	As long as the head	Long and narrow pointed	»
10	369	316	»	» » » » »	» » » »	»
11	415	295	»	» » » » »	» » » »	»
12	412	288	»	Shorter than the head	» » » »	»
13	424	312	»	As long as the head	» » » »	»
14	368	314	»	Longer than the head	Long and pointed	»
15	495	287	»	» » » » »	» » » »	»
16	367	310	»	Shorter than the head	Long and narrow pointed	»
17	418	219	»	» » » » »	» » » »	»
18	426	245	»	» » » » »	» » » »	»
19	505	275	»	» » » » »	Long and pointed	»
20	492	300	»	As long as the head	» » » »	»

land. In Varberg and Falkenberg rose-coloured and deep red-coloured individuals are intermingled. The point to the south where the deep red-coloured plants disappear has not yet been determined. The rose colour is not only typical of the west coast plants to the south but also of the plants of the east coast and of the interior.

There is still another point of difference between the *Armerias* of the northern and southern parts of the west coast. The Bohuslän plant flowers in June and begins about two weeks earlier than the plant of the southern districts. The *Armerias* of the east coast and of the interior correspond in this respect with the plant of the southern

west coast. This difference in earliness is seen most beautifully in the cultures every year.

We are now ready to discuss the *Armerias* of the south coast and east coast of Scania, as well as the inland form. A culture from the east coast (from Vitömölle, cultivated since 1919) will serve to demonstrate the important characteristics. Table 8 lists the individuals of that culture.

It is at once seen from table 8 that the length of the scape is longer in this culture than in the west coast cultures; it is also seen that cultivation has increased the length of the scape considerably. There are certain characteristics common to all the individuals in the culture, viz. the smooth scape and the calyx rib hairiness, while the characters of the length and shape of the bracts vary and combine in different ways in the different individuals.

The cultures from the south coast and east coast of Scania, with the exception of one, to be dealt with below, show similarly a long and smooth scape and the hairiness of the calyx confined to the ribs. The *Armerias* of this nature begin to appear on the south coast of Scania. The exact point has not yet been determined but at Trelleborg the large majority of the plants already possess the characteristics in question. *Armerias* of this nature are now the only ones found along the sandy shores of southern and eastern Scania. There is one exception, as has just been said. Individuals with hairy scapes occur mixed with smooth ones on the flat rocks which make up the shore at Brantevik in eastern Scania (just south of Cimbrishamn). *Armeria* grows here as a chasmophyte in the upper supralittoral belt. On the sandy bluffs facing the sea, about 100 metres above the cliff locality, only smooth scaped plants have been found.

The cultivated material from Blekinge (the province to the east of Scania) is rather scanty. Small cultures from Karlshamn and Karlskrona include hairy individuals, however, and these are also found in cultures from Kalmar, on the east coast of Småland, and from the shores of Öland, although their number is few. These hairy scaped individuals from the east coast are by no means identical with the hairy individuals from the west coast (the scapes of the former attain, for instance, the length typical of the *Armerias* of the east coast in general, cf. fig. 38) but it is a remarkable fact that east coast sets with hairy individuals also include individuals which resemble the west coast *Armerias* with regard to the shape and length of the bracts. The *Armeria* population examined north of Kalmar has been found to agree

with the ordinary type of the southern and eastern coast of Scania as to scape and hairiness of calyx. The inland cultures of *Armeria vulgaris* also show a smooth scape and a calyx hairiness confined to the ribs. There are, however, considerable differences in other characteristics between the cultures of the inland form from the southern and middle parts of the country.

In the further discussion of the different forms of *Armeria vulgaris* reference will be made to table 9. This table lists the results of the examination of *Armerias* from 16 different localities (with 100 individuals from each locality) as to the character of the scape, length



Fig. 38. *Armeria vulgaris* from cultivated series. The type of the northern part of the Swedish west coast (to the left); the type of the southern part of the Swedish west coast (in the middle); and the type of the cliffs and salt meadows of the eastern coast (to the right). The three figured individuals have all hairy scapes.

and shape of the bracts, and as to hairiness of calyx. The material was collected in 1922, in great part by other persons, (viz. nos. 2, 3, 4, 5, 7, 10, 11, 12, 14, 15 and 16) who were carefully instructed, however, so as to ensure that no selection was made in collecting. Only one scape, the longest one, was taken from each turf. The length of the bracts has been graded in 3 classes, and the shape of the bracts in 4, beginning with the shortest and bluntest ones. The hairiness of the calyx has been graded as to the distribution of the hairiness, viz. throughout the calyx, mostly confined to the ribs and exclusively confined to the ribs. Nos. 1—12 refer to coast form collections, nos. 13—16 to inland

form collections. Among the former collections nos. 1—6 come from the west coast, nos. 7 and 8 from the south coast of Scania, and nos. 9—12 from the east coast.

In Bergen, on the west coast of Norway, only hairy individuals are found, which have short and mostly blunt bracts. On the west coast of Sweden the proportion between hairy and smooth-scaped in-

TABLE 9.

The variation of Armeria vulgaris in different habitats.

No.	Place of collection	Character of scape		Length of bracts			Shape of bracts				Character of calyx		
		Hairy	Smooth	Shorter than the head	As long as the head	Longer than the head	Blunt	Short	Longer and pointed	Longer and narrow pointed	Hairy throughout	Hairy mostly along the ribs	Hairy only along the ribs
1	Bergen, Norway. ...	100	—	91	8	1	67	27	6	—	37	20	43
2	Kristineberg, Boh.	12	88	95	2	3	55	38	7	—	11	10	79
3	Marstrand, »	38	62	100	—	—	58	35	7	—	11	37	52
4	Varberg, Hall.	55	45	99	1	—	88	10	2	—	18	16	66
5	Hall. Väderö, Scania	62	38	95	5	—	47	49	4	—	28	16	56
6	Limhamn, »	28	72	73	24	3	48	46	6	—	23	23	54
7	Trelleborg, »	—	100	91	9	—	38	61	1	—	1	7	92
8	Löderup, »	—	100	46	29	25	—	—	34	66	—	—	100
9	Vik, »	—	100	33	34	33	—	—	14	86	—	—	100
10	Kalmar, Smål.	5	95	75	22	3	36	51	12	1	5	16	79
11	Oskarshamn, »	—	100	6	28	66	—	—	32	68	—	—	100
12	Västervik, »	—	100	2	25	73	—	1	24	75	—	—	100
13	Vombsjön, Scania...	—	100	25	47	28	—	—	11	89	—	—	100
14	Vickleby, Öland	—	100	15	46	39	—	19	22	59	—	—	100
15	Mörbylånga, »	—	100	6	38	56	—	6	52	42	—	—	100
16	Flottsund, Uppl. ...	—	100	6	17	73	—	—	10	90	—	—	100

dividuals varies, and this is also the case with the shape of the bracts, while the length of bracts is rather uniform, being in the large majority of cases shorter than the head. At Trelleborg, on the south coast, only smooth-scaped individuals have been found, but the length of the bracts is still that typical of the west coast *Armerias*. At the next station on the south coast, Löderup, the length of the bracts is rather varying; the change in the form of the bracts is also marked, these being longer and more pointed in this collection. The changes seen in the rest of the coast collections (with the exception of the Kalmar collection) run in the same direction, that is, towards longer

and more pointed bracts. The characteristics typical of these latter collections, viz. smooth scape, bracts longer than the head and pointed, have, together with a few other characteristics which these collections also show, viz. tall scapes, and hairy calyx ribs, been attributed to the var. *elongata* Hoffm., sometimes considered a species, *A. elongata* (Hoffm.) Koch. The inland collections listed in the table sometimes resemble this *elongata* (no. 16), but in the majority of the individuals examined, the bract do not attain the length prescribed (nos. 13 and 14).

The cultures from the east coast, where hairy individuals occur scattered in the population, have been discussed above. A collection from Kalmar including such individuals is listed in the table (no. 10). The chief characteristic of these plants is perhaps the great mass of individuals with short and blunt-short bracts. The *Armerias* at Kalmar occupy the upper supralittoral belt of a marshy coast strip and grow in a salt meadow. The small cultures from Karlshamn and Karlskrona, which also included hairy and short-bracted *Armerias*, come, as was mentioned above, from exposed sea cliffs. *Armeria* grows here in large quantities. The locality at Brantevik, where hairy individuals also occurred, has already been dealt with. It should be remembered that the *Armerias* from southern and eastern Scania (excepting the Brantevik *Armerias*) come from the sandfields typical of these regions. The inland *Armerias* have been collected on sandfields or on gravelly hill slopes.

A few words should also be said as to the nature of the *Armeria* localities on the west coast. The low, hairy and thick leaved individuals exclusively found around Bergen grow as chasmophytes on the exposed sea cliffs typical of the shore line in this region. *Armerias* of exactly the same habitus grow in similar habitats around Molde and Aalesund. The mixed *Armeria* populations nos. 2—5 have been collected in similar habitats; while nos. 6 and 7 come from salt meadow with closed turf.

The regional grouping of the different forms of *Armeria vulgaris* growing within the area dealt with may be illustrated by the following types, which are intended to cover, to some extent, the grouping of the forms in nature:

a. *The type of the Norwegian coast*, as found at Bergen, Aalesund and Molde. The scape is rather short and densely clothed with hairs. The leaves are thick, narrowly linear (cf. fig. 74 c), and the bracts

are short and blunt in the majority of cases. It flowers early and has deep red flowers.

b. *The type of the northern part of the Swedish west coast.* This type closely resembles the former. However, smooth scaped and hairy scaped individuals occur mixed.

c. *The type of the southern part of the Swedish west coast.* Individuals with smooth and hairy scapes occur mixed. They are taller than the preceding types, and have flat and broader leaves, resembling those of the inland and sandfield type. The length of the bracts is about the same as in the preceding types, but individuals with the bracts blunt shaped and short shaped occur in about the same proportions. This type flowers about two weeks later than the preceding types, and the flowers are rose-coloured or pink.

d. *The type of the interior and of the sandfields of the southern and eastern coasts.* The scape of this type is quite smooth and taller than in any of the preceding types. The leaves are flat, and the anatomical structure of the leaf is very different from that of the types a and b, or almost isolateral (see fig 74 d). The length and the shape of the bract vary; they are in most cases, however, longer and more pointed than in the preceding types. The hairiness of the calyx is confined to the ribs. The colour of the flowers and the time of flowering correspond with type c.

e. *The type of the cliffs and salt meadows of the eastern coast.* Differs from the preceding mainly in regard to the bracts, which are shorter than the head, in the majority of the plants examined. The shape of the bracts is most often blunt-short. Hairy scaped individuals are found intermingled in a limited number with smooth scaped. — The type may be interpreted as an eastern representative of the west coast type c.

A few words should be said of the treatment of *Armeria vulgaris* by systematists. The extreme forms of the west coast (with short, hairy scapes; blunt bracts) have been called *A. maritima* (Mill) Willd., while the smooth scaped, tall and long-bracted forms, especially typical of the inland, have been brought together under the specific name *A. elongata* (Hoffm.) Koch. The number of »transitional forms» found in certain localities led systematists back to the Linnean one-species-conception and called the plant *Statice Armeria* L. or *Armeria vulgaris* Willd. This course has in our country been followed by WINSLOW (1879), who examined *Armerias* on the Swedish west coast and found the characteristics ascribed to *A. maritima* and *A. elongata*

combined in different ways. A similar course has been followed by NEUMAN (1883, 1887), who examined *Armerias* from Väderö, Kalmar and Öland and also found the characteristics combined in different



Fig. 39. *H. umbellatum*. Cult. cliff type from Hallands Väderö.



Fig. 40. *H. umbellatum*. Cult. dune type from Torekov.

ways. The subsequent treatment of the species in his flora (NEUMAN — AHLFVENGREN, 1901) closely follows the scheme adopted by MARSSON (1869), who recognizes one species, *A. vulgaris*, and three main varieties: *elongata*, *intermedia* and *maritima*, with additional forms subordi-

nated under these supposed main varieties. The difficulties led Focke (1902) to advocate another course. He recommends the keeping apart of *A. maritima* and *A. elongata*, which he considers »good» species, and the bringing together of the variable rest under a third species: *A. ambifaria*.

The treatment of the species in the systematic literature thus differs according as the region covered by the handbook corresponds with a region covered by mainly one form or by many. NEUMAN and MARSSON have felt the difficulties of the latter case, while for instance BLYTT, (1874), writing upon the flora of Norway, where the above type a has the largest distribution, readily makes this type a species (*A. maritima*) under which the remaining rarer forms are without trouble subordinated as less important varieties.

7. MATERIAL AND CULTURES OF INLAND AND COAST FORMS OF *HIERACIUM UMBELLATUM* L.

My attention was first drawn to the great variability of this species in 1917 while studying the distribution of different shore forms of inland species along the north-west coast of Scania. Two types occur in this region both differing from the ordinary inland form growing in Scania. The latter is a tall plant, erect or almost erect, with lanceolate leaves, about 10 mm. wide, and with rather contracted inflorescences. It is a typical woodland form and occurs throughout the province, except for a narrow stretch of land along the sea and a few isolated localities in the interior to be dealt with in the following. The two types found along the north-west coast were both confined to distinct habitats, the one occupying rocky and much exposed points on the coast strip, the other growing on sand dunes in the epilittoral belt. In a previous publication (TURESSON, 1919 a) both forms were preliminarily classed as *Hieracium umbellatum* var. *dunense* Reyn. On that occasion the zonal distribution of plants accompanying the two forms was also dealt with (l. c. pp. 5 and 6).

Most of the individuals belonging to the sand dune form have less erect stems — some are more or less prostrate — and somewhat narrower leaves and less contracted inflorescences than the inland form. The cliff form is also more or less prostrate and has a bushy growth. When grown in cultures the leaves become much broader than those of the inland form. The inflorescences are also more expanded in the cliff form than in the inland form.

There are three points within this north-west region where the

massive rock appears, viz. at Kullen, where partly wooded mountain hills attain a height of 80—190 m. above the sea, at Hofs Hallar, to the north of Kullen, and on the west side of Hallands Väderö, the small island lying off the coast about 5 kilometres from Hofs Hallar. The cliff form is the only *Hieracium umbellatum* form found in these three localities. Typical sand dunes within the region are found at Torekov, a small fishing village about 4 kilometres to the south of Hofs Hallar, at Skelderviken, situated at the head of the bay with the same name, and at Nyhamn, about 10 kilometres to the south of Kullen. The sand dune form is strictly confined to these localities. In order to test the nature of these forms seeds were collected in 1917 from the cliff form of Hallands Väderö (seed collected from 10 turfs) and from the sand dune forms of Torekov and of Skelderviken (also from 10 turfs).



Fig. 41. *H. umbellatum*. Cult. dune types from Skelderviken (to the left) and from Nyhamn.

Before discussing these preliminary trials with *Hieracium umbellatum* a short account of the material of this species, now in culture, will be given.

It was soon found that the species in question was well suited to investigations of this kind. It has an extensive and almost uninterrupted distribution in Scandinavia and occurs in widely different habitats. Efforts were therefore made to obtain the plant from as many different localities as possible. The collection brought together since 1918 comprises at present more than 1200 well-developed turfs collected in different regions in Scandinavia and in different habitats within one and the same region. Beginning on the west coast the collection includes series from different points on the Norwegian coast — Trondhjem, Molde, Aalesund, Bergen. From the Swedish west coast series

List no.	Locality	Coll. no.	Year of transplant.	Number of cultivated individuals	Fig. nos. of cult. plants	Fig. nos. of leaves from cult. plants	Table no.
1	Kristineberg, Bohuslän	61	1921	12	—	—	10
2	» »	62	»	13	48	—	»
3	Marstrand, »	52	1920	13	49	—	—
4	Varberg, Halland	60	»	21	47	—	—
5	Falkenberg, »	63	»	20	46	67	11
6	» »	64	»	18	—	—	»
7	Halmstad, »	65	»	28	—	68	12
8	Hofs Hallar, Scania	130	»	15	—	—	13
9	Torekov, »	135	1918	21	40	69	14
10	Hallands Väderö, »	30	»	11	39	62	15
11	Skelderviken, »	138	»	28	41	70	16
12	Kullen, »	145	1920	12	43	63	17
13	» »	147	»	10	»	»	»
14	Nyhamn, »	154	»	26	41	71	18
15	Sofiero, »	157	»	19	44	—	—
16	Falsterbo, »	158	1918	20	—	—	—
17	Ystad (Nybroån), »	28	1919	21	—	—	—
18	Sandhammaren, »	26	1920	16	—	72	19
19	Skillinge, »	126	»	15	—	—	—
20	Cimbrishamn, »	124	»	12	—	—	—
21	South of Vik, »	125	»	9	—	—	—
22	North of Vik, »	123	»	11	—	—	—
23	Stenshuvud, »	164	1919	4	—	—	—
24	» »	119	1920	22	54	64—65	20
25	» »	120	»	20	—	—	»
26	Vitemölle, »	24	1919	15	—	—	21
27	» »	25	»	17	—	—	»
28	» »	96	1920	15	—	66	29
29	Åhus, »	31	1919	18	—	—	22
30	» »	32	»	21	50	—	»
31	East of Falkenberg, Halland	166	1920	10	44	—	—
32	Åstorp, Scania	159	»	23	»	—	—
33	Stehag, »	170	»	33	»	59—61	23
34	Vombsjön, »	48	»	22	55	73	24
35	St. Olof, »	27	1919	18	45	—	—
36	Kivik, »	121	1920	23	53	—	25
37	Torup, »	104	»	23	52	—	26

have been brought together from different points in the provinces of Bohuslän, Halland and Scania. The southern coast strip is also represented in the collection, and the east coast collections comprise series

from the southernmost point (Sandhammaren) to Stockholm. The inland series are best represented from Scania, but collections have been made in several other provinces, including Jämtland.

About half of the number of series has been in culture during only one vegetation period. These series are therefore excluded from the discussion and only those which have been in culture for at least two vegetation periods are here discussed at any length. In order to facilitate the survey of the material to be treated in the following the series are tabulated above. The place of collection, collection number, year of transplantation, number of cultivated individuals in each series,



Fig 42. *H. umbellatum*. Dried specimen from Hofs Hallar.

figure and table numbers — in the case of series figured or tabulated — are also given. The last seven series in the table pertain to inland and mixed series, and list nos. 9, 10, 11 and 18 refer to series raised from seeds.

We shall now examine the results of the cultivation of list nos. 9, 10 and 11. These were all raised from seeds. Although the number of plants obtained is rather limited, important differences are seen between the cliff material (list no. 10) and the sand dune material (list nos. 9 and 11). The former material (table 15, fig. 39) contains

only bushy broad-leaved forms, none narrower than 13 mm. The magnitude of the angles formed by the stems with the vertical varies with different individuals, and the same is the case with the characters of the leaf margin. The character of the inflorescence is uniform within the material, the shape of the inflorescence being umbelloid and expanded-spreading. The sand dune material from Torekov and Skelderviken (tables 14, 16; fig. 40, 41) differs much from the Hallands Väderö plants just discussed. The width of the leaves furnishes the most striking point of difference. In the material from Torekov only four individuals are more than 10 mm. wide, and in the material from Skelderviken none attains the width of 10 mm. Other characters vary

much within the two sets. As to the characters of the inflorescence the expanded inflorescence predominates while semi-umbelloids and, in the case of the material from Skelderviken, non-umbelloids occur



Fig. 43. *H. umbellatum*. Cult. cliff type from Kullen.



Fig. 44. *H. umbellatum*. Cult. inland types from east of Falkenberg (to the extreme left), Sofiero, Astorp and Stehag.

mixed with the umbelloids. This is not the case in the Hallands Väderö material, where only umbelloids are found.

Besides Hallands Väderö there are, as has been mentioned above, two more points in the district where the massive rock appears on the coast, viz. Hofs Hallar and Kullen. *Hieracium umbellatum* is here a

rather common chasmophyte in the epilittoral belt and it also occurs higher up in the gnarled and wind-broken woody vegetation. A typical *H. umbellatum* chasmophyte from Hofs Hallar is seen in fig. 42. The leaves of these plants seldom exceed a width of 8–10 cm. in their natural habitat. When cultivated the leaves increase in width even in the first year after the transplanting.



Fig. 45. *H. umbellatum*. Cult. inland type from S:t Olöf.

Table 13 shows the behaviour of *H. umbellatum* chasmophytes from Hofs Hallar which have been kept in culture during three vegetation periods. The leaves do not attain the length of the Väderö plants (which fact may be due to the younger age of the material) but the width of the leaves varies within about the same limits as in the Väderö plants. The stems are often more depressed than in the Väderö plants and deviations from the average of these plants are also seen in the characters of the leaf margin and of the inflorescence.

The *H. umbellatum* growth in the isolated sand dune fields between Hofs Hallar and Kullen has already been dealt with. The sea cliffs of Hallands Väderö and of Hofs Hallar reappear in more gigantic dimensions at Kullen. The list nos. 12 and 13 belong to series brought home from this

locality and cultivated since 1920. Table 17 (fig. 43) gives the characters of the separate individuals in these series. The similarity between these series and the Hofs Hallar collection is at once seen. The average width of the leaves is about the same, and the characters of the leaf margin and of the inflorescence vary much in the same way.

The cliff region of Kullen ceases abruptly to the south and the

sandy beach typical of the larger part of the coast strip of Halland and Scania becomes prevalent. At Nyhamn, about 10 kilometres to the south of Kullen, extensive fields of *H. umbellatum* are found. It grows here in the epilittoral dunes. Table 18 (fig. 41) gives the result of the cultivation of a series of individuals from this locality, which were brought home in 1920. When this series is compared with the material from Skelderviken, table 16, the nearest sand dune region to the north, the similarity in characters is found to be striking. This



Fig. 46. *H. umbellatum*. Cult. dune type from Falkenberg.

is true not only of the width of the leaves but also of the characters of the leaf margin and of the inflorescence.

It has already been stated that the dune form and the cliff form of this region differ widely from the form growing in the interior of Scania. It will be convenient at this stage to discuss this inland form more fully. The most important point of difference between the inland form and the coast forms just discussed is the erect habit of growth in the former and the more or less plagiotropic growth of the latter. The stems of the inland type may form an angle with the vertical but only at the very base. By far the greater part of the stem stands erect or almost erect in most of the inland individuals, as is clearly seen in the photographs (figs. 44, 45). The average width

of the leaves of the inland form is somewhat greater than in the extreme sand dune form but considerably smaller than in the cliff form. The characters of the leaf margin vary with the individuals much in the same way as in the coast forms, but the characters of the inflorescence is peculiarly uniform, the umbelloid and contracted inflorescence being the rule. The type occurs as a woodland plant in most parts of the province, and series belonging to this type have been collected at various points. List no. 35 belongs to a series cultivated since 1919 and collected at St. Olof, a village situated in eastern Scania about 9 kilometres from the sea. A plant belonging to this series is represented in fig. 45. Another series of the inland form, brought



Fig. 47. *H. umbellatum*. Cult. cliff type from Varberg.

home from woodlands at Stehag (in the middle part of the province), is tabulated in table 23 (shown to the extreme right in fig. 44). The characteristic features of the type are clearly seen in these plants, which have been in culture since 1920.

We are now ready to examine the cultivated material of *Hieracium umbellatum* brought home from various places on the coast strip to the north and south of the north-west region of Scania discussed above. The coast to the north is a sandy beach running through the southern and middle part of Halland, while the coast strip of the northern part of this province, as well as that of Bohuslän, is much broken and rocky. We should accordingly expect to find the dune form distributed in the southern and middle parts of Halland and the cliff form in the northern part of Halland and in Bohuslän. This is just what happens. The

dune form starts a few kilometres north of Båstad and runs through the whole southern and middle parts of the province, occupying its usual habitat in the epilittoral belt of the beach. It is succeeded by the cliff form somewhere between Falkenberg and Varberg. Three series of the sand dune form are tabulated here, viz. list no. 7 from Halmstad (table 12), situated between Båstad and Falkenberg, and list nos. 5 and 6 from the latter place (table 11, fig. 46). List no. 5 includes some rather broad leaved individuals to be discussed more fully in the following. Fig. 44 (the plant to the extreme left) shows a plant belonging to the inland form (list no. 31) collected about 10 kilometres to the east of Falkenberg in the inland, where the dune form typical of the beach is entirely wanting. The cliff form takes the place of the dune



Fig. 48. *H. umbellatum*. Cult. cliff type from Kristineberg.

form somewhere north of Falkenberg, as stated above. Fig. 47 shows a typical plant from the series from Varberg cultivated since 1920 (list no. 4). On the rocky coast of Bohuslän the cliff form is the only one hitherto found. List nos. 1, 2 and 3 refer to cultivated series from this coast strip (figs. 48, 49). The first two series have been tabulated in table 10. While as a whole these series much resemble the former cliff form series, some characteristics, for instance the width of the leaves, seem to differ. The leaves in rather many of the individuals are of less than the average width in former cliff form series. This is probably due to the fact that the series in question have been in culture only for a relatively short time, or since 1921. The plants were all more narrow-leaved at the time of transplanting from their natural habitat. The average width of ten leaves on each of the first five individuals of list no. 1 were ascertained in 1921 at the time of collecting;

these values (in mm.) compared with those obtained from the same individuals in the culture of 1922 (cf. table 10) are given below:

Field no.	01	02	3	4	5
1921	10	11	12	13,5	13
1922	13	—	17	16	17

The increase in the width of the leaves after the cultivation of the plants forms an analogue to the Hofs Hallar plants mentioned above (cf. also fig. 42). For a further discussion of the same topic see below.

The *H. umbellatum* vegetation south of the northwest region of



Fig. 49. *H. umbellatum*. Cult. cliff type from Marstrand.

Scania already discussed is of much interest. The detailed discussion of the plants collected here (list nos. 15 and 16) as well as of the plants from the southern coast of the province (list no. 17) will be deferred to a following chapter. It suffices to state here that the plants belonging to these series show resemblance with the inland form, the result being a limitation of the distributional area of the *H. umbellatum* growth on the beach in these places.

We shall instead examine the distribution of *H. umbellatum* forms on the east coast of Scania. A small belt of *H. umbellatum* runs along the entire length of this coast strip from the extreme southern point (Sandhammaren) to Blekinge, the province to the east of Scania.

It is much to the purpose to start with the description of *H. umbellatum* from the northern part of this eastern coast strip of Scania and then to proceed southwards. List nos. 29 and 30 refer to series from Åhus, the former series collected in the epilittoral belt, which is here composed of an almost closed turf of vegetation, the latter series collected in the moss-carpeted floor of the planted pine woods some hundred metres from the beach. Table 22 gives the result of the cultivation of these series, which were started in 1919. The similarities as to the characters of leaf, leaf margin and inflorescence between these series and the dune form series from the west coast is at once seen. There is, however, one striking point of difference between the ma-

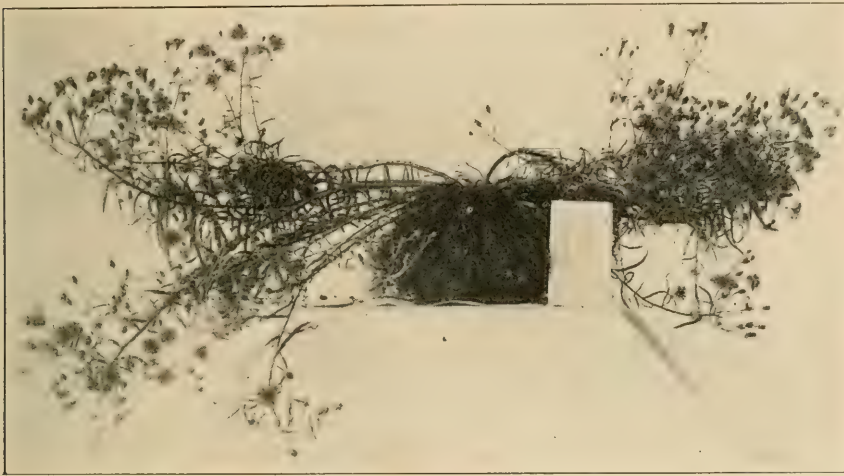


Fig. 50. *H. umbellatum*. Cult. dune type from Åhus.

terial from Åhus and the west coast dune forms. The large majority of the individuals from Åhus show extreme prostrateness of their stems and keep the terminal part of the stems at an angle of about 45° with the vertical (see also fig. 50). The same extreme prostrateness may be found in the west coast dune series but the regularity of this feature is much greater in the former series than in the latter. There is another point of difference between the two series, which is not shown in the tables. The west coast dune forms show a marked shoot-regenerating power during autumn, while the eastern dune representative does not show any, or a very weak, power of regeneration. The distribution of this characteristic form is rather extensive. It occurs frequently in the sand field area of north-eastern Scania and ceases to the west, where the sand fields cease, grading into the inland form of the

woodlands. Large collections have been made in the neighbourhood of Christianstad, and these contain apparently all kinds of types as to angles of stem and leaf characters, making a very strong impression of a population composed of hybrids between the inland form and the prostrate dune form and their segregates. These series have been in culture during only one vegetation period and are therefore not discussed any further here. The same is true of series brought together from the eastern limit of the area in Scania occupied by the prostrate form. It occurs sporadically in its typical *habitus* to about Skräbbe-

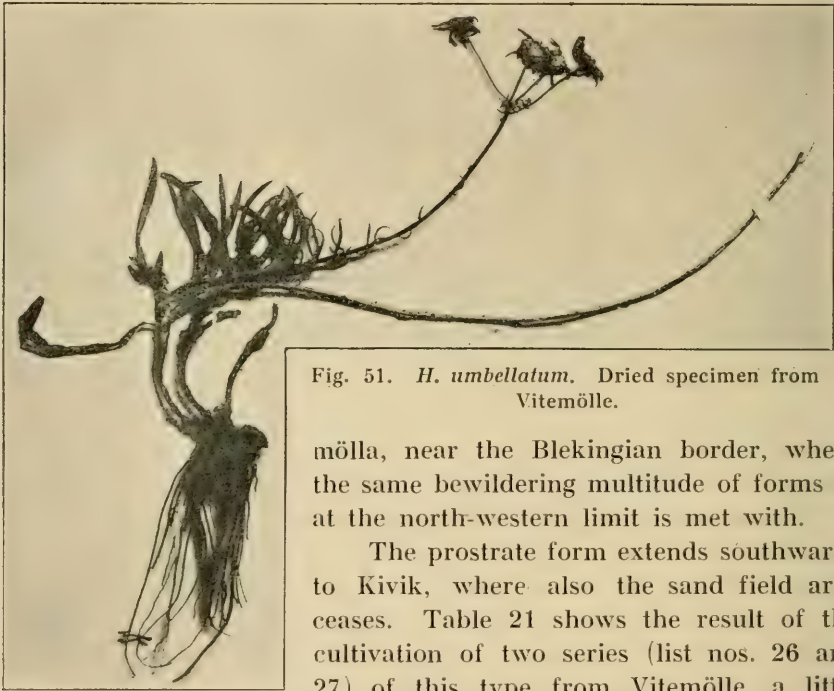


Fig. 51. *H. umbellatum*. Dried specimen from Vitemölle.

mölle, near the Blekingian border, where the same bewildering multitude of forms as at the north-western limit is met with.

The prostrate form extends southwards to Kivik, where also the sand field area ceases. Table 21 shows the result of the cultivation of two series (list nos. 26 and 27) of this type from Vitemölle, a little north of Kivik. They were brought under culture in 1919. List no. 27 comes from the closed dunes and arenacious fields a few hundred metres from the beach, and list no. 26 contains individuals collected on the *Elymus*-dune of the beach, where this form grows but very sparsely. When these series are compared with the series from Åhus the close correspondence between the two sets is at once seen.

The morphological features of the plant in culture differ somewhat from the *habitus* characteristic of the plant growing in its natural habitat. Fig. 51 gives a picture of a typical plant as found in the field. A more or less horizontal position is taken up by the stem as

soon as the shoot reaches the surface of the ground. Usually not more than one stem develops in each vegetation period. The plant illustrated was collected in 1920. The stem belonging to the shoot generation of the preceding year is still attached to the plant as well as the one from 1918' (the stump to the right). The leaves are smaller and more narrow than in the cultivated plants, etc. In order to follow the changes of the plants when moved to the experimental field 15 specimens were measured and characterized in their natural habitat (Vitemölle) in 1920; they were then put into culture and noted in 1921 and 1922. Table 29. (list no. 28) summarizes the results. The increase in the growth of the stem is already considerably in 1921. The magnitude of the angle of the stem base is about the same in 1920 and



Fig. 52. *H. umbellatum*. Cult. mixed population from Törup.

in 1921, but the terminal part of the stem has turned upwards in almost every case. It is now kept at an average angle of less than 40° with the vertical and this angle is about the same in 1922. The change in the width of the leaves is also remarkable; in 1921 they have already attained more than twice their original width, while the change in 1922 is slight. As to the characters of the leaf margin slight changes have taken place, but the characteristics attained in 1921 remain unchanged in every case in 1922. The *reaction-type* (TURESSON, 1922) of this prostrate dune form as well as of the forms of Hofs Hallar and Kristineberg discussed above is thus seen to be rather different in different habitats even if such extreme stages as those typical of *Centaurea jacea* and *Succisa pratensis* in certain habitats do not become realized in the case of *Hieracium umbellatum*.

The sandfield area at Vitemölle is narrow. Woodlands already

replace the sandfields at about 3,5 kilometres from the sea. The prostrate dune form is found quite typically 1,5 kilometres from the sea. At Torup, due west of Vitemölle and 3,5 kilometres from the coast, the woodlands are found to harbour a mixed population. Table 26 (list no. 37) tabulates the results of the cultivation of a number of individuals from this locality, which have been in culture since 1920. It seems more than probable that this collection includes mongrels between the prostrate dune form and the erect inland form and their segregates. Fig. 52 gives a picture of two extremes and one intermediate plant (as to angle of stem), all three members of this collection. The intermediate zone, where the mixed population occurs, is probably



Fig. 53. *Hieracium umbellatum*. Cult. mixed population from south of Kivik.

quite narrow, as cultivated material collected at random at a distance of less than 1 kilometre to the west of Torup contains the typical woodland variety only. The southern limit of the extensive sandfield area touches Kivik, as has been said before, and then the woods begin. Here again mixed *H. umbellatum* populations are found. List no. 36 refers to a collection of plants made 0,5 kilometre to the south and a little to the west of Kivik. Table 25 (fig. 53) gives the result of the cultivation of these individuals, which have been in culture since 1920. The table includes extremes, as to the angle of stem, as well as intermediates. The width of the leaves is on the average greater than in the mixed population from Torup, which is probably due to the fact that the *H. umbellatum* form inhabiting the woody coast region to the south of the sandfield area is a broad-leaved type to be discussed more fully in the following. The extension of the intermediate zone harbouring this multitude of

forms differing as to angle of stem, width of leaf, and characters of inflorescence has not been determined. The woody coast strip to the south, which replaces the sandfields, terminates in Stenshuvud, a hill rising 150 m. above sea. The steep slopes towards the sea are covered with beech, oak, aspen, ash etc., and *Hieracium umbellatum* is found growing here in the supralittoral and epilittoral belts of the rocky beach. A few individuals of the plant were brought home and put under culture in 1919

(list no. 23). The remarkable habitus called for another visit to the locality and in 1920 the region was once more investigated and a larger collection was made and put under culture (list nos. 24 and 25; fig. 54). Table 20 summarizes the results. The remarkable width of the leaves, equaling that of the cliff forms from the west coast, is here combined with an almost erect growth. It is not only in this latter character that this variety resembles the inland variety, but also as to the more or less contracted inflorescences. The broadness of the leaves was not as



Fig. 54. *H. umbellatum*. Cult. cliff type from Stenshuvud.

well marked in the natural habitat as it has since become in the cultures, the plant resembling in this respect the behaviour of the cliff form representative of the west coast. The average width of ten leaves (the middle ones) on each of the first five individuals of list no. 24 was ascertained in 1920 before transplanting; these values (in mm.) compared with the values obtained from the same plants in culture in 1921 and 1922 are given here:

Field no.	1	2	3	4	5
1920	15,5	18	12	14	16
1921	17	24,5	19	19	19,5
1922	18	23	16	20	21

The region south of Stenshuvud is a sandy beach with scantily wooded epilittoral bluffs, rising about 20 m. List no. 22, collected 1 km. north of Vik, comes from this region. This series does not contain any plant that attains the greath leaf width of the broadest Stenshuvud plants; it includes, on the contrary, a few individuals which are more narrow-leaved than any of the plants contained in the Stenshuvud collection. A small area of much fissured rock 1 km. south of Vik has been found to harbour a *H. umbellatum* chasimophyte which in culture (list no. 21) is found to be almost prostrate with rather broad leaves, although of less width than the broader leaved Stenshuvud plants. Farther to the south, between Baskemölla and Cimbrishamn and about 9 kilometres from Stenshuvud, closed dunes and beach flats covered with a low vegetation, mainly composed of an often continous turf of mosses and lichens, begin to appear. The prostrate dune variety from the closed dunes and arenacious fields north of Kivik reappears here in its most typical form. List no. 20 refers to a collection of this form brought home in 1920 from the locality in question. It is not to be distinguished from the variety found north of Kivik. It is therefore a natural assumption that the indistinct *H. umbellatum* forms found on the coast strip between Stenshuvud and this point represent mongrels between the erect, broad-leaved Stenshuvud variety and the prostrate dune variety of the southern centre of distribution.

The closed dunes and the beach flats continue southwards. List no. 19 refers to collection made at Skillinge. This series is made up of the typical prostrate dune form. At a point situated about 5 kilometres to the south of Skillinge the large drift-sand region of Sandhammaren begins. This region was visited in 1919 and seeds from a number of plants of *H. umbellatum* growing in the drifting sand were brought home. A series of individuals raised from these seeds is tabulated in table 19. Important differences between these plants and the prostrate dune variety are at once seen. The variation in the magnitude of the angle of the stem is rather large, but the extreme prostrateness characteristic of the prostrate dune variety is not attained in any of the plants. The Sandhammar form shows greater similarity

to the west coast dune form in this respect, and the same holds true as regards the power of regeneration in autumn, which equals, if it does not surpass, that of the latter form. The considerable length of the leaves of these plants should also be noted. Series of the Sandhammar form have also been collected on the dunes at Löderup on the southern side of the drift-sand region. These series show exactly the same characteristics. The extent of the area covered by the *H. umbellatum* form in question has also been determined. It extends from a little to the west of Löderup on the south side to a point on the east side due east of Kylsgård; the form covers, in other words, almost exactly the area occupied by the drift-sand. The prostrate dune form of the north and the Sandhammar form of the south meet on the beach at Kylsgård, and series from this place show a strongly mixed population. These latter series have only been in culture during one vegetation period and are therefore not tabulated



Fig. 55. *H. umbellatum*. Cult. dune type from Vombsjön.

here; however, no doubt remains as

to the mixed character of the series in question. The *H. umbellatum* population at Kylsgård will be referred to once more in a later chapter.

A dune form from the interior of the province has also been located. This is found growing on the lacustral dunes at Vombsjön near Öved station together with *Carex arenaria*, *Elymus arenarius*, *Corynephorus*, etc. Table 24 (list no. 34; fig. 55) gives the results of the cultivation of a series from this locality cultivated since 1920. It should be said that the ordinary, erect inland form grows abundantly close by, for instance at Skartofta, at a distance of about 4 kilometres from the lake locality.

Before summarizing the facts with regard to the different forms of *H. umbellatum* a few words should be said of the castration experiments and the crosses made. It is known that nearly all the species belonging to the subgenus *Archieracium* are apogamic; *H. umbellatum* belongs to the very few sexual ones (OSTENFELD, 1906, 1921). The castrations I have made in order to find out whether this rule holds for the different forms of the species in my cultures includes trials with two individuals (5—10 flower-heads on each plant) each from the list



Fig. 56. *H. umbellatum*. F_1 -plants from a cross within the Falkenberg dune type.

nos. 3, 10, 11, 16, 18, 26 and 33. The upper half of the unopened flower-heads was cut off with a razor in the way recommended by OSTENFELD. The results were in all cases negative; no fruits developed. Other experiments with the same plants in the same year (1921) showed that these plants were self-sterile when isolated with pergamin bags. In a few heads (list nos. 26 and 33) the seeds seemed at first to begin to ripen but none gave full fruits capable of germination. Crosses between some of the varieties were made during the summer of 1922, and these will be followed up later on. A few crosses between different plants of the same variety were made in 1921. Although the number

of plants obtained as a result of these crosses is too small to be of any great value, two series of these crosses are tabulated here. Table 27 shows the composition of the offspring from a cross between two individuals belonging to the Falkenberg dune variety. Fig. 56 gives a picture of some of the one year old F_1 -plants from this cross. Table 28 tabulates the individuals obtained from a cross between two plants belonging to the Kristineberg cliff form, and fig. 57 shows some of the



Fig. 57. *H. umbellatum*. F_1 -plants from a cross within the Kristineberg cliff type.

young F_1 -plants. Fig. 58 illustrates a few F_1 -plants (the first row still in the rosette-stage) obtained by a cross within the prostrate dune variety from Vitemölle. The distinctive characters of the cliff form (broad leaves, contracted growth) and of the dune forms (narrower leaves, slender growth) are clearly seen from the photographs. Furthermore, the results of the breeding experiments show sufficiently clearly that the characters typical of these varieties are hereditary and are not modifications due to the direct effect of the environment.

In order to bring out the differences in the leaves between the

different *H. umbellatum* forms dealt with above I have thought it well to reproduce some series of leaves collected from the cultivated material in October, 1922. No selection has been made in collecting the material, but any plant with leaves in good conditions at that time has been included in the series. The leaves have then been approximately arranged according to their width starting with the broadest ones. Three or four leaves of different sizes have been taken from each plant, and the numerals at each of the leaf groups on the photographs refer to the field numbers of the plants in the tables. These photographic reproductions run from figs. 59—73.



Fig. 58. *H. umbellatum*. F_1 -plants from a cross within the Vitemölle dune type.

It should not be thought that the points of difference between the above discussed *H. umbellatum* forms are exhausted by the distinctions already made and shown. There are marked differences in the anatomical structure of the leaf in the various forms. The cultivated inland form of the woodlands has generally two, at the most three, layers of palisades (fig. 76 a). Cross sections of leaves of the cultivated Sandhammar dune form (list no. 18) generally show four layers of palisades (fig. 76 b), and both the dune form from the west coast and the prostrate dune form from the eastern coast have generally 3—4 of these layers. Leaves of the cultivated cliff forms from the west coast have about the same thickness as those of the dune forms, but the cells, even those

of the upper epidermis, are considerably distended (fig. 76 c). The Stenshuvud cliff form has leaves of about the same thickness and structure but the cells are less distended than in the west coast cliff forms.

There are also marked differences in the time of flowering and fruiting in the different forms. The dune forms begin to fruit as soon as the first part of September, while the cliff forms do not reach this stage until the last part of September or the first part of October. The inland form is intermediate in this respect.

The above discussed cultivations of *Hieracium umbellatum*, collected in different habitats, tend to bring out the facts that the hereditary variation within the species is considerably marked and that the variations occurring within the limited geographical area dealt with roughly group themselves in five types, viz.:

a. The *dune type of the shifting dunes* from the drift-sand and white dunes along the western coast and the Sandhammar region. This type comprises individuals with rather narrow leaves and slender, less erect; sometimes more or less prostrate, stems. The power of shoot-regeneration during autumn is marked. The rather tough and thick leaf shows 3—4 layers of palisades. The fruiting stage is reached in the first part of September. — The form growing on the lacustral dunes at Öved is probably to be referred to this type.

b. The *dune type of the arenacious fields* and stationary dunes from the eastern coast strip of Scania. The individuals of this type closely resemble the dune form of the shifting dunes but differ in the extreme prostrateness of their stems. The power of shoot-regeneration during autumn is less marked or is entirely wanting.

c. The *sea-cliff type of the west coast*. This type comprises broad-leaved individuals, more or less prostrate. The cells of the leaves are considerably distended. The growth-form of the plants is contracted and bushy. The fruiting stage is first reached in the latter part of September or in the beginning of October.

d. The *sea-cliff type of the east coast* (Stenshuvud) resembles the preceding form as to the broadness and thickness of the leaves. The growth-form, however, is quite different; the plants are tall and almost as erect as plants of the inland type. The fruiting stage is reached at the same time as in type c.

e. The *woodland type of the interior* from open, herbiferous

woods. This type comprises stout, erect plants with lanceolate leaves of intermediate width. They are tough but considerably thinner than the leaves of the preceding types and have only two, at the most three, layers of palisades. The inflorescences are generally umbelloid and contracted. The fruiting stage is reached in September.

Additional forms will probably become added when the complete collection of Scandinavian *H. umbellatum* material has been tried in cultures. As to the systematic and nomenclative side of the question no efforts have been made to ascertain whether or not forms similar to those discussed above have been distinguished and named by systematists. To judge from the characteristics of the forms described in Scandinavian manuals, viz. *f. coronopifolium* (Gmel) Fr., *f. dunense* Reyn, *f. filifolium* Fr. and *f. humile* Schum., no difficulty would probably be encountered in finding all these forms growing together on the same spot.

TABLE 11. *Hieracium umbellatum* Nos. 63 and 64, Falkenberg.
Plants in culture since 1920. Notes taken 1922.

Field number	Angle of		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	Stems		Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.	Umbelloid. Semi- umbelloid. Non- umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
	At base	At top							
63,1	50	20	102	8	Straight	Ciliolate	Dent.- Laciniate	Semi- umbelloid	Expanded
2	45	30	120	12	»	»	Laciniate	Umbelloid	»
3	80	45	73	7,5	Curved	»	Dentate	Semi- umbelloid	»
4	70	60	105	10	»	»	Laciniate	Umbelloid	Spreading
5	80	45	92	12	Straight	»	»	—	—
6	50	10	101	7	»	»	Entire	»	Contr.- Expanded
7	65	10	86	9	»	Smooth	Laciniate	»	Expanded
8	80	30	100	13	»	Ciliolate	»	—	—
9	65	60	—	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	30	10	85	7	»	Smooth	Dentate	»	»
12	90	90	83	6	Curved	Ciliolate	Dent.- Laciniate	»	»
13	45	20	—	—	—	—	—	—	—
14	70	45	105	9	Straight	»	Laciniate	»	Exp.- Spreading
15	85	45	98	6,5	»	Smooth	»	»	Expanded
16	65	10	—	—	—	—	—	—	—
17	60	45	—	—	—	—	—	—	—
18	45	0	—	—	—	—	—	—	—
19	85	45	66	7,5	»	Ciliolate	Dentate	»	Expanded
20	60	20	115	8,5	Curved	»	Laciniate	»	Contr.- Expanded
64,1	90	45	75	6,5	»	»	Dentate	»	Expanded
2	55	45	112	8	Straight	»	»	—	—
3	70	45	84	10	Curved	»	Dent.- Laciniate	»	Contr.- Expanded
4	75	30	96	5,5	Straight	»	Dentate	»	Expanded
5	80	20	—	—	—	—	—	»	Contr.- Expanded
6	85	45	100	9,5	»	»	Dent.- Laciniate	—	—
7	60	45	—	—	—	—	—	»	Expanded
8	45	30	—	—	—	—	—	—	—

Field number	Angle of Stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
9	85	45	—	—	—	—	—	Umbelloid	Expanded
10	90	80	—	—	—	—	—	»	Exp.- Spreading
11	70	10	87	8	Curved	Smooth	Laciniate	»	Expanded
12	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	60	60	—	—	—	—	—	—	—
14	70	30	—	—	—	—	—	—	—
15	65	45	—	—	—	—	—	»	Contracted
16	80	0	—	—	—	—	—	»	Expanded
17	90	20	78	6	»	Ciliolate	Dentate	»	»
18	60	45	90	6	»	»	Dent.- Laciniate	»	Contracted

TABLE 12. *Hieracium umbellatum* No. 65, Halmstad.

Plants in culture since 1920. Notes taken 1922

1	45	45	90	7	Straight	Ciliolate	Dentate	Umbelloid	Expanded
2	45	0	—	—	—	—	—	»	»
3	45	10	80	7	Curved	»	»	»	Contr.- Expanded
4	80	0	—	—	—	—	—	»	Expanded
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	45	0	110	10	»	»	Denticulate	Non-umbelloid	Contr.- Expanded
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	70	30	—	—	—	—	—	Umbelloid	Expanded
9	80	45	—	—	—	—	—	Semi-umbelloid	»
10	80	45	75	7,5	Straight	»	»	»	»
11	70	30	86	10	Curved	»	»	Umbelloid	»
12	65	15	—	—	—	—	—	»	»
13	90	10	74	7	Straight	»	»	»	»
14	45	10	98	10	Curved	»	Dent.- Laciniate	»	»
15	90	25	80	6	»	»	Entire	»	»
16	90	20	—	—	—	—	—	—	—
17	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	45	0	—	—	—	—	—	Semi-umbelloid	»

Field number	Angle of		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	Stems		Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Lacinate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
	At base	At top							
19	90	45	—	—	—	—	—	Umbelloid	Expanded
20	80	20	—	—	—	—	—	»	»
21	75	15	105	7	Straight	Ciliolate	Dentate	»	Exp.- Spreading
22	45	0	76	7.5	Curved	»	»	»	Expanded
23	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	70	0	—	—	—	—	—	—	—
25	80	45	—	—	—	—	—	—	—
26	45	30	72	7	Straight	»	»	Umbelloid	»
27	70	45	75	7	Curved	»	»	»	»
28	45	10	—	—	—	—	—	»	Exp.- Spreading

TABLE 13. *Hieracium umbellatum* No. 130, Hojs Hallar.

Plants in culture since 1920. Notes taken 1922.

1	25	10	74	22	Straight	Ciliolate	Dentate	Umbelloid	Expanded
2	90	20	56	17	»	»	»	»	»
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	90	50	88	21	»	»	»	»	»
5	90	40	63	19	»	»	»	»	»
6	75	20	48	16	»	»	Denticulate	Semi-umbelloid	»
7	90	55	75	19	Curved	»	»	Umbelloid	»
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	90	30	63	17	Straight	Almost Smooth	Dentate	»	Exp.- Spreading
10	90	20	62	20	»	Ciliolate	Denticulate	»	Expanded
11	90	15	82	17	»	»	Dentate	»	»
12	90	50	65	19	»	»	Denticulate	Umbelloid	»
13	90	40	63	20	»	»	Dentate	»	»
14	90	30	52	15	»	»	Denticulate	Non-umbelloid	»
15	70	30	73	19	»	Almost Smooth	»	Umbelloid	»

TABLE 14. *Hieracium umbellatum* No. 135, Torekov.

Plants raised from seeds, coll. 1917. Notes taken 1922.

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
1	90	20	66	10	Straight	Ciliolate	Dentate	Umbelloid	Expanded
02	90	20	—	—	—	—	—	»	»
03	90	10	50	7	»	»	»	Semi-umbelloid	»
4	45	20	56	10	—	—	—	Umbelloid	Exp.-Spreading
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	60	45	92	15	»	»	Laciniate	»	Expanded
7	90	20	80	8	»	»	Dentate	»	»
8	60	0	65	8	»	»	»	»	»
9	65	25	67	12	»	»	»	Semi-umbelloid	»
10	90	20	56	10	»	»	»	Umbelloid	»
11	50	0	71	8	»	Almost Smooth	Denticulate	»	»
12	90	30	75	10	»	»	»	»	»
13	55	10	78	7	Curved	Smooth	Dentate	»	»
14	90	20	64	13	Straight	Ciliolate	Denticulate	Semi-umbelloid	»
15	90	10	57	8	»	Smooth	»	Umbelloid	»
16	65	45	68	9	»	Almost Smooth	Denticulate	Semi-umbelloid	»
17	90	35	64	13	»	»	»	»	»
018	75	45	50	6	Curved	Smooth	Entire	Umbelloid	»
19	40	25	76	10	Straight	Ciliolate	Dentate	Semi-umbelloid	»
0020	90	60	—	—	—	—	—	Umbelloid	»
21	45	0	77	12	»	»	»	»	»

TABLE 15. *Hieracium umbellatum* No. 30, Hallands Väderö.

Plants raised from seeds, coll. 1917. Notes taken 1922.

1	45	30	75	20	Curved	Ciliolate	Dentate	Umbelloid	Expanded
2	70	45	70	17	»	»	Dent.-Laciniate	»	Exp.-Spreading
3	90	45	80	22	»	Smooth	Dentate	»	Expanded

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
20	70	20	56	6,5	Curved	Almost Smooth	Entire	Non-umbelloid	Expanded
21	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22	55	10	76	5	Straight	Ciliolate	Denticulate	Umbelloid	»
23	90	0	66	6	Curved	Almost Smooth	»	Non-umbelloid	—
24	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	70	0	53	8,5	Straight	Ciliolate	»	»	»
026	20	0	54	8	»	Almost Smooth	»	»	»
27	45	10	75	4,5	»	»	Entire	Semi-umbelloid	»
28	55	10	84	7	»	Ciliolate	Laciniate	Umbelloid	»

TABLE 17. *Hieracium umbellatum* Nos. 145 and 147, Kullen.

Plants in culture since 1920. Notes taken 1922.

145,1	90	50	75	22	Straight	Ciliolate	Dentate	Non-umbelloid	Expanded
2	35	35	48	20	»	»	Denticulate	»	»
03	90	0	70	20	»	»	»	Umbelloid	»
4	70	20	69	19	»	»	Dentate	»	»
5	10	10	65	18	»	»	Denticulate	»	»
6	45	15	45	17	»	»	»	Non-umbelloid	»
7	45	25	54	20	Curved	»	Dentate	Umbelloid	»
8	90	10	60	20	Straight	»	Denticulate	»	»
09	90	45	53	16	»	Almost Smooth	»	»	»
010	25	10	35	16	»	Ciliolate	»	»	»
011	60	45	63	22	»	»	Dentate	»	»
12	55	0	59	16	Curved	Almost Smooth	Denticulate	»	»
147,1	90	55	60	21	Straight	Smooth	Dentate	»	»
2	90	90	55	21	»	Ciliolate	»	»	»
3	90	60	50	22	»	»	»	»	Exp.-Spreading
4	90	90	58	24	»	»	»	»	Expanded

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Lacinate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
5	90	55	56	17	Straight	Ciliolate	Dentate	Semi-umbelloid	Expanded
6	90	80	57	22	»	»	Denticulate	Umbelloid	Exp.-Spreading
007	90	60	48	18	»	»	Dentate	»	»
008	90	80	50	18	»	»	»	»	»
09	70	55	51	18	»	»	»	»	Expanded
010	70	40	44	18	»	»	»	»	»

TABLE 18. *Hieracium umbellatum* No. 154, Nyhamn.

Plants in culture since 1920. Notes taken 1922.

1	45	10	87	9	Straight	Ciliolate	Dent.-Lacinate	Semi-umbelloid	Expanded
2	90	10	72	6,5	»	»	Denticulate	Umbelloid	»
3	20	10	60	3,5	Curved	Smooth	Entire	»	Contr.-Expanded
4	70	50	73	5	Straight	Almost Smooth	»	»	Expanded
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	20	10	84	9	Curved	Ciliolate	Dent.-Lacinate	Semi-umbelloid	»
7	80	45	63	8	»	»	Dentate	Non-umbelloid	»
8	45	0	75	8,5	Straight	Almost Smooth	Denticulate	Semi-umbelloid	»
9	60	20	84	7	»	Ciliolate	Dent.-Lacinate	»	»
10	45	10	82	7	»	»	Dentate	Umbelloid	»
011	40	25	80	6	»	Almost Smooth	»	»	»
12	45	45	80	7	»	Ciliolate	»	»	»
13	45	15	74	7	»	»	Dent.-Lacinate	»	Exp.-Spreading
14	90	10	87	8,5	»	Smooth	»	»	Expanded
15	50	25	86	5,5	»	Almost Smooth	»	Semi-umbelloid	»
16	50	30	65	6	»	Smooth	Entire	Umbelloid	»
017	40	0	73	6,5	»	Ciliolate	Dentate	»	»

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
18	30	0	83	7	Straight	Ciliolate	Dentate	Umbelloid	Expanded
19	35	20	—	—	—	—	—	»	»
20	35	0	77	5,5	»	Almost Smooth	Dent.-Laciniate	»	»
21	50	20	—	—	—	—	—	»	»
22	70	0	71	9	»	Ciliolate	Dentate	»	»
23	70	0	70	6	Curved	»	Denticulate	»	Contr.-Expanded
24	25	0	74	9	Straight	»	Dentate	»	»
25	45	20	95	6,5	»	»	Entire	»	»
26	45	0	65	6	»	»	Dentate	»	»

TABLE 19. *Hieracium umbellatum* No. 26, Sandhammaren.

Plants raised from seeds, coll. 1919. Notes taken 1922.

1	70	30	117	7	Curved	Smooth	Dentate	Semi-umbelloid	Contr.-Expanded
02	30	30	125	13	Straight	Ciliolate	Dent.-Laciniate	Umbelloid	Expanded
3	70	20	130	6,5	Curved	Smooth	Laciniate	Semi-umbelloid	Contracted
4	35	10	123	7,5	Straight	»	Dentate	Umbelloid	Contr.-Expanded
5	30	25	125	7	Curved	Ciliolate	Laciniate	»	Contracted
6	30	10	115	8	Straight	»	Dent.-Laciniate	»	»
7	35	20	108	8	—	—	—	—	—
8	40	15	—	9	Curved	»	Dentate	Semi-umbelloid	Contr.-Expanded
9	70	45	117	8	»	»	Dent.-Laciniate	Umbelloid	Expanded
10	45	20	118	12,5	Straight	Smooth	»	»	»
11	20	10	112	5	Curved	»	»	»	Contracted
12	45	10	120	7	»	Almost Smooth	»	Semi-umbelloid	Contr.-Expanded
13	35	0	—	8,5	»	»	Denticulate	Umbelloid	»

Field num- ber	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.	Umbelloid. Semi- umbelloid. Non- umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
14	45	25	85	8	Straight	Almost Smooth	Dentate	Semi- umbelloid	Contr.- Expanded
15	70	30	110	7	»	Ciliolate	Dent- Laciniate	Umbelloid	Expanded
16	40	0	103	6	Curved	»	Laciniate	»	Contr.- Expanded

TABLE 20. *Hieracium umbellatum* Nos. 119 and 120, Stenshuvud.
Plants in culture since 1920. Notes taken 1922.

119,1	25	0	86	18	Straight	Ciliolate	Dentate	Umbelloid	Contracted
2	20	0	70	23	»	»	Denticulate	—	—
3	30	0	76	16	»	»	»	»	»
4	10	0	75	20	»	Almost Smooth	Dentate	»	Contr.- Expanded
5	15	0	71	21	»	»	»	Semi- umbelloid	Expanded
6	10	0	77	19	»	Ciliolate	Denticulate	—	—
7	10	0	65	18	»	»	»	—	—
8	30	0	100	30	»	»	Dentate	Umbelloid	Contracted
9	25	10	99	26	»	»	»	»	Expanded
10	25	0	76	21	»	Smooth	»	»	»
11	20	0	90	15	Curved	Almost Smooth	»	»	Contracted
012	60	30	75	14	»	Smooth	»	»	Contr.- Expanded
13	10	0	94	20	Straight	Ciliolate	»	»	Contracted
14	45	0	90	22	»	»	»	»	Contr.- Expanded
15	70	10	72	13	»	»	»	»	»
16	25	0	64	15	»	Almost Smooth	»	»	»
17	30	0	74	17	»	Ciliolate	»	»	Contracted
18	30	0	92	20	»	»	»	»	Expanded
19	20	0	90	21	»	»	»	»	»
20	0	0	66	16,5	»	»	»	»	Contr.- Expanded
21	35	0	111	17	»	Almost Smooth	»	Semi- umbelloid	Expanded

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
22	45	20	76	17	Straight	Ciliolate	Denticulate	Semi-umbelloid	Contracted
120,1	60	10	75	12	Curved	Smooth	Dentate	Umbelloid	Contr.-Expanded
2	30	0	81	18	Straight	»	Denticulate	Semi-umbelloid	»
3	20	0	84	19	»	»	»	»	Contracted
04	25	0	85	25	»	Ciliolate	»	»	»
5	0	0	52	16	»	Almost Smooth	»	—	—
06	45	10	87	13	»	Smooth	»	—	—
7	30	0	105	17	»	»	»	Umbelloid	Contracted
8	15	0	66	21	»	Ciliolate	Dentate	Semi-umbelloid	»
9	40	0	90	20	Curved	Smooth	»	Umbelloid	Contr.-Expanded
10	30	0	88	18	Straight	Ciliolate	»	»	»
011	20	0	68	15	»	Smooth	»	»	Contracted
012	60	45	75	18	»	Ciliolate	»	»	Expanded
13	0	0	74	28	»	»	»	»	Contracted
14	0	0	105	18	»	»	»	»	Contr.-Expanded
15	45	20	106	23	Curved	Smooth	Denticulate	»	Contracted
16	0	10	—	—	—	—	—	—	—
17	25	0	93	20	Straight	Ciliolate	Dentate	»	»
18	40	0	82	17	»	Almost Smooth	»	Non-umbelloid	»
19	10	0	80	18	»	»	»	Umbelloid	»
20	40	20	95	17	»	»	»	»	Contr.-Expanded

TABLE 21. *Hieracium umbellatum* Nos. 24 and 25, Vitemölle.

Plants in culture since 1919. Notes taken 1922.

24,1	90	35	67	9	Curved	Cilolate	Dentate	Semi-umbelloid	Expanded
2	90	60	90	7	»	»	Dent.-Laciniate	Umbelloid	»

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
0015	70	40	88	9	Curved	Ciliolate	Dent.- Laciniate	Umbelloid	Exp.- Spreading
16	90	50	47	6,5	Straight	»	Dentate	Semi-umbelloid	»
017	90	55	75	10	»	»	Laciniate	»	Expanded

TABLE 22. *Hieracium umbellatum* nos. 31 and 32, Åhus.

Plants in culture since 1919. Notes taken 1922.

31,1	55	40	56	8	Curved	Smooth	Dentate	Umbelloid	Spreading
2	90	45	62	9	»	Ciliolate	Dent.- Laciniate	»	Expanded
3	90	60	101	6	»	»	»	»	Spreading
4	90	30	65	12	»	Smooth	Dentate	»	»
5	90	50	80	7	»	Ciliolate	Entire	»	Exp.- Spreading
6	90	20	53	8	»	»	Dentate	»	Expanded
7	90	55	70	8	»	Smooth	»	»	»
8	90	35	67	8	»	Ciliolate	»	»	»
9	90	70	80	7	»	Almost Smooth	Entire	»	Spreading
10	80	50	68	5,5	»	Ciliolate	Dentate	»	Expanded
011	90	70	72	9	»	»	»	Semi-umbelloid	»
12	90	45	58	6	»	»	»	Umbelloid	Spreading
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	90	45	—	—	—	—	—	»	Exp.- Spreading
15	90	50	60	8	»	Smooth	»	»	Expanded
16	90	55	102	10	»	Ciliolate	Dent.- Laciniate	Semi-umbelloid	»
17	35	35	115	6,5	»	»	»	Umbelloid	Exp.- Spreading
018	70	30	—	—	—	—	—	»	»
32,1	90	45	78	7	Straight	»	Dentate	»	Expanded
2	90	60	95	7	Curved	»	»	»	»
3	90	45	90	8	»	»	Entire	»	»
4	90	45	64	7,5	»	»	Dentate	»	»
5	90	40	96	8	»	»	Entire	»	»

Field num- ber	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Lacinate.	Umbelloid. Semi- umbelloid. Non- umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
6	90	45	78	8	Curved	Ciliolate	Dentate	Umbelloid	Expanded
7	90	50	85	8	Straight	»	»	Semi- umbelloid	Spreading
8	90	45	86	6	Curved	»	»	Umbelloid	Expanded
9	75	30	65	7	»	»	»	»	Spreading
10	75	20	92	8,5	»	Smooth	Lacinate	»	Exp- Spreading
11	70	45	75	6	»	Ciliolate	»	»	Expanded
12	70	50	78	7	»	»	Dentate	»	Spreading
13	90	45	72	5	»	Smooth	»	»	Expanded
14	70	20	92	6,5	Straight	»	»	»	»
15	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	90	60	74	12	»	Ciliolate	»	»	Spreading
17	90	55	65	8	Curved	»	»	»	»
18	90	50	—	—	—	—	»	»	Expanded
19	90	90	80	7	»	Smooth	Lacinate	»	»
20	90	40	94	7,5	»	Ciliolate	»	»	Spreading
21	90	90	75	8	»	»	»	»	Expanded

TABLE 23. *Hieracium umbellatum* No. 170, Stehag.

Plants in culture since 1920. Notes taken 1922.

1	10	0	67	9,5	Curved	Ciliolate	Dentate	Umbelloid	Contracted
2	15	0	70	8,5	»	»	Denticulate	»	»
3	25	0	68	8	Straight	Almost Smooth	Dentate	»	»
04	20	0	80	14	»	Ciliolate	Denticulate	»	»
5	35	0	81	10	»	Almost Smooth	»	»	»
6	15	0	72	8	»	»	Dentate	»	»
7	30	0	76	8,5	»	»	Entire	»	»
8	25	0	67	9	»	Ciliolate	Dentate	»	»
9	35	0	76	8	»	Almost Smooth	»	»	»
10	20	0	80	9,5	»	Ciliolate	Denticulate	»	»
11	30	20	75	15	»	»	Dentate	»	»
12	45	10	100	14	Curved	»	»	»	»
13	10	0	83	9	»	Almost Smooth	»	»	»

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Lacinate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
14	10	0	—	—	—	—	—	Umbelloid	Contracted
15	45	35	73	10	Curved	Ciliolate	Dentate	»	Contr.-Expanded
16	30	15	103	15	Straight	»	»	»	Contracted
17	45	10	72	9	Curved	Smooth	Denticulate	»	»
18	20	0	100	10	»	Almost Smooth	Dentate	»	»
19	25	0	85	11	»	Ciliolate	Denticulate	»	»
20	30	10	78	9	Straight	Almost Smooth	»	»	»
21	20	0	81	11,5	Curved	Ciliolate	Dentate	»	»
22	25	0	80	9	Straight	Almost Smooth	»	»	»
23	15	0	90	12,5	»	Ciliolate	Denticulate	»	»
24	35	0	80	10	Curved	»	Dent.-Lacinate	»	»
25	50	20	90	10	»	»	Dentate	»	Exp.-Spreading
26	10	0	90	9,5	Straight	Almost Smooth	Denticulate	»	Contracted
27	5	0	84	11	Curved	»	Entire	»	»
28	25	0	76	8	Straight	»	Dentate	»	»
29	45	10	90	13	Curved	Ciliolate	»	»	Expanded
30	30	0	82	12,5	Straight	»	»	»	Contracted
31	25	0	86	10	»	Almost Smooth	»	»	»
32	20	0	77	11	»	»	Denticulate	»	»
33	10	0	85	11	»	»	»	»	»

TABLE 24. *Hieracium umbellatum* No. 48, Vombsjön.

Plants in culture since 1920. Notes taken 1922.

1	70	20	78	8	Curved	Ciliolate	Lacinate	Umbelloid	Expanded
2	60	45	85	7	Straight	Smooth	»	»	Contr.-Expanded
3	35	0	76	9,5	Curved	Ciliolate	»	»	Expanded
4	75	30	—	—	—	—	—	»	»
5	50	30	74	8	»	»	Denticulate	»	»
6	45	20	75	8	»	»	»	»	»

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
7	55	—	89	7	Curved	Ciliolate	Denticulate	—	—
8	45	—	82	10	»	Smooth	Laciniate	—	—
9	50	20	85	6	»	Ciliolate	Dentate	Semi-umbelloid	Expanded
10	70	30	—	—	—	—	—	Umbelloid	»
11	45	—	98	11	»	»	Laciniate	—	—
12	60	—	90	9	»	»	Dent. Laciniate	—	—
13	70	20	77	8	»	»	»	Umbelloid	Exp.-Spreading
14	45	—	75	8	»	»	»	—	—
15	45	20	—	—	—	—	—	»	Expanded
16	70	10	—	—	—	—	—	»	Contr.-Expanded
17	30	—	—	—	—	—	—	—	—
18	40	25	—	—	—	—	—	»	Expanded
19	80	45	—	—	—	—	—	»	»
20	80	45	90	8	»	Smooth	Laciniate	»	Exp.-Spreading
21	80	—	—	—	—	—	—	—	—
22	80	0	—	—	—	—	—	»	Expanded

TABLE 25. *Hieracium umbellatum* No. 121, Kivik.

Plants in culture since 1920. Notes taken 1922.

1	80	45	86	13	Straight	Smooth	Dentate	Umbelloid	Exp.-Spreading
2	0	0	85	17	»	Ciliolate	»	»	»
3	45	10	84	10,5	»	»	»	—	—
4	30	10	91	13	Curved	Smooth	»	—	—
5	70	0	—	—	—	—	—	—	—
6	20	0	86	16	»	Ciliolate	»	»	Expanded
7	90	45	87	12	»	Smooth	»	»	Contracted
8	45	10	—	—	—	—	—	—	—
9	45	10	—	—	—	—	—	—	—
010	60	20	75	10	»	»	Denticulate	»	Contr.-Expanded
11	70	20	78	7	»	»	Dentate	—	—

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
012	50	15	84	10	Curved	Ciliolate	Dent.- Laciniate	Umbelloid	Exp.- Spreading
13	80	20	86	6	Straight	Smooth	Dentate	»	Contr.- Expanded
14	65	0	—	—	—	—	—	»	Expanded
15	60	0	65	13	Curved	Ciliolate	Laciniate	—	—
16	20	0	71	10	»	Smooth	Denticulate	»	»
17	20	0	86	13,5	Straight	»	»	»	Contr.- Expanded
18	70	45	82	8	»	Ciliolate	Dentate	»	Expanded
19	45	0	63	10,5	»	»	Dent.- Laciniate	»	Contracted
20	50	20	80	9	Curved	Smooth	»	»	»
21	35	10	92	14	Straight	»	»	»	»
22	10	0	76	9	»	»	»	»	Contr.- Expanded
23	20	0	78	10	»	Ciliolate	Dentate	»	Contracted

TABLE 26. *Hieracium umbellatum* No. 104, Torup.

Plants in culture since 1920. Notes taken 1922.

1	70	10	70	8	Straight	Ciliolate	Dentate	Umbelloid	Contracted
2	65	10	72	12	»	Smooth	Dent.- Laciniate	»	Contr.- Expanded
3	70	10	85	6,5	Curved	Ciliolate	»	»	Contracted
4	45	10	75	12,5	»	Smooth	Dentate	—	—
5	30	30	64	10	»	Ciliolate	»	—	—
6	90	20	65	6	»	»	»	»	Contr.- Expanded
7	90	45	80	6,5	»	»	»	»	Contracted
8	90	10	75	5	»	Smooth	»	»	Contr.- Expanded
9	90	50	65	7,5	»	Ciliolate	»	»	»
10	35	10	70	6	»	Smooth	Dent.- Laciniate	Non-umbelloid	Expanded
11	45	0	85	8	»	»	Denticulate	Umbelloid	Contracted
12	30	10	90	13	Straight	»	Laciniate	—	—
13	90	25	72	9	Curved	»	»	»	Expanded

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin			Characters of inflorescence	
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Lacinate.	Umbelloid. Semi-umbelloid. Non-umbelloid.	Contracted. Expanded. Spreading.
14	45	0	86	7,5	Curved	Smooth	Dentate	Non-umbelloid	Contracted
15	90	0	77	5,5	»	Almost Smooth	»	Umbelloid	Expanded
16	45	15	90	7	»	»	Dent.-Lacinate	»	»
17	70	10	66	9	»	Ciliolate	Dentate	Semi-umbelloid	»
18	50	20	83	6,5	»	Almost Smooth	Denticulate	»	»
19	20	10	71	8	»	Smooth	Dentate	Umbelloid	Contracted
20	70	0	84	6,5	»	Ciliolate	»	»	»
21	45	0	65	7	»	»	»	—	—
22	80	45	72	6	»	»	»	»	Exp.-Spreading
23	90	45	—	—	—	—	—	»	»

TABLE 27. *Hieracium umbellatum* No. 63, Falkenberg.Field nos. 11 and 12 (see table 11) crossed in 1921. F_1 -notes taken 1922.

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin		
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Lacinate.
1	90	80	96	7	Straight	Ciliolate	Dent.-Lacinate
2	65	75	80	6	»	»	Lacinate
3	60	40	76	9,5	»	»	»
4	90	65	68	10	Curved	»	Dentate
5	75	45	88	9	Straight	Almost Smooth	»
6	60	45	72	8,5	Curved	Ciliolate	»
7	80	20	66	6	»	»	Lacinate
8	85	10	80	5,5	Straight	»	»
9	70	50	76	9	»	Smooth	»
10	90	80	69	7	»	»	Dent.-Lacinate
11	45	20	59	5	Curved	Almost Smooth	Dentate
12	90	45	60	6,5	Straight	»	Lacinate

Field number	Angle of stems		Characters of leaves		Characters of leaf margin		
	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniolate.
13	60	30	64	9	Curved	Smooth	Denticulate
14	—	10	76	6	»	Ciliolate	Dentate
15	30	10	72	7	»	»	»
16	70	25	65	7,5	Straight	»	»
17	80	30	68	6	Curved	»	»
18	90	20	91	9	»	Smooth	Dent.-Laciniolate

TABLE 28. *Hieracium umbellatum* No. 61, Kristineberg.Field nos. 01 and 3 (see table 10) crossed in 1921. F_1 -notes taken 1922.

Field number	Angle of stem at base	Characters of leaves		Characters of leaf margin		
		Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniolate.
1	rosette	45	12	Straight	Ciliolate	Dentate
2	»	77	16	»	Smooth	»
3	45	90	17,5	Curved	»	»
4	55	72	18	Straight	Ciliolate	»
5	rosette	51	16	»	»	»
6	»	53	13	»	»	»
7	»	62	12	»	»	»
8	»	46	15,5	»	Almost Smooth	»
9	50	97	18	»	Smooth	Laciniolate
10	60	71	17	»	»	Dentate
11	90	62	13	Curved	»	»
12	35	72	13	»	»	»
13	90	84	17,5	Straight	Ciliolate	»
14	rosette	54	18	»	»	Dent.-Laciniolate
15	45	80	16,5	»	»	Dentate
16	30	63	17	Curved	»	Dent.-Laciniolate
17	rosette	66	14	Straight	»	Dentate
18	70	58	11	Curved	Smooth	»
19	65	56	16,5	»	Ciliolate	»
20	70	57	13	»	Almost Smooth	Denticulate
21	90	68	18,5	»	Smooth	Dent.-Laciniolate
22	65	63	12	»	»	»
23	80	78	15	Straight	»	Dentate

TABLE 29. *Hieracium*
Plants measured and characterized in their natural habitat

Field number	Length of longest stem in mm.			Angle of stems						Characters of leaves						C h a r a c t e r s	
	1920	1921	1922	1920		1921		1922		1920		1921		1922		1920	
				At base	At top	At base	At top	At base	At top	Length in mm.	Width in mm.	Length in mm.	Width in mm.	Length in mm.	Width in mm.	Curved. Straight.	Ciliate. Almost Smooth. Smooth.
1	166	—	—	90	55	—	—	—	—	37	4	—	—	—	—	Curved	Ciliate
2	165	310	458	90	40	90	40	90	45	36	4	55	7	63	8	»	»
3	227	275	413	90	90	90	60	90	75	41	3,5	75	11	80	10	»	»
4	164	380	465	90	70	90	30	90	30	51	4,5	92	8	95	9,5	»	»
5	210	522	586	90	55	90	45	90	40	42	3	95	8	94	7,5	Straight	»
6	235	436	510	90	60	75	50	85	50	46	3,5	110	10	98	9	Curved	»
7	170	212	388	90	75	90	55	90	60	48	4	62	7	68	6,5	»	»
8	212	421	460	80	35	70	10	75	20	57	4	101	6,5	93	5,5	Straight	»
9	180	—	—	90	80	—	—	—	—	42	3	—	—	—	—	»	»
10	253	597	619	90	50	75	40	85	35	43	4,5	90	11	104	10	Curved	»
11	175	430	481	90	80	90	30	90	30	41,5	4	83	9	92	9	»	»
12	302	525	600	90	90	90	35	90	35	53	4	105	9,5	96	10,5	»	»
13	167	—	—	90	85	—	—	—	—	40	3,5	—	—	—	—	»	»
14	200	304	389	90	80	90	45	90	50	45	3	80	8	73	7	»	»
15	256	340	378	90	45	90	30	80	40	47	4	74	9	69	9	»	»

umbellatum no. 96, (*Vitemölle*).

in 1920, then in culture and noted in 1921 and in 1922.

of margin

1920		1921		1922		
Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.	Curved. Straight.	Ciliolate. Almost Smooth. Smooth.	Entire. Denticulate. Dentate. Laciniate.
Dentate	—	—	—	—	—	—
»	Curved	Ciliolate	Dentate	Curved	Ciliolate	Dentate
»	»	»	Dent.- Laciniate	»	»	Dent.- Laciniate
»	»	»	»	»	»	»
»	»	Smooth	Laciniate	»	Smooth	Laciniate
»	»	Ciliolate	»	»	Ciliolate	»
Denticulate	»	Almost Smooth	Dentate	»	Almost Smooth	Dentate
Dent.- Laciniate	Straight	»	Dent.- Laciniate	Straight	»	Dent.- Laciniate
»	—	—	—	—	—	—
Dentate	Curved	Ciliolate	»	Curved	Ciliolate	»
Dent.- Laciniate	»	»	»	»	»	»
Dentate	»	»	Denticulate	»	»	Denticulate
»	—	—	—	—	—	—
»	Straight	»	»	Straight	»	»
»	Curved	»	»	Curved	»	»

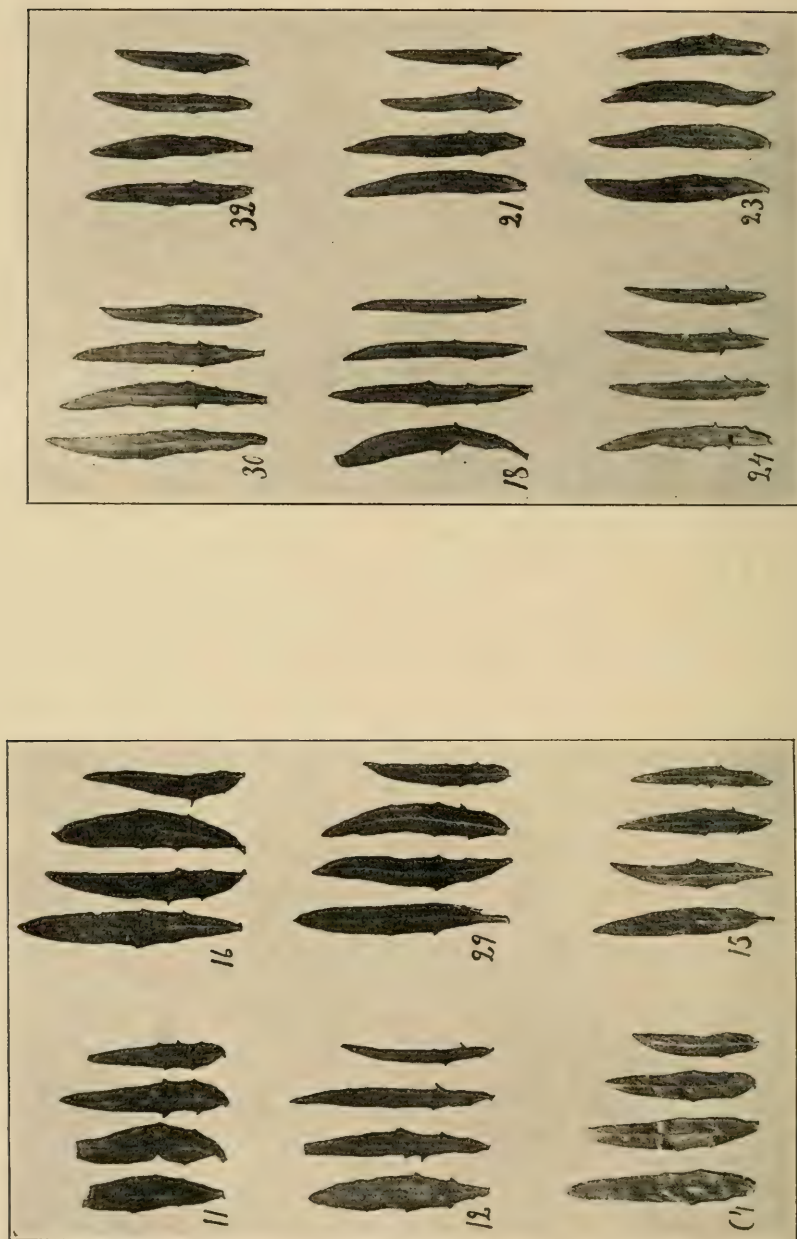


Fig. 59. *II. umbellatum*. Leaves of cult. Stehag inland type (list no. 33).

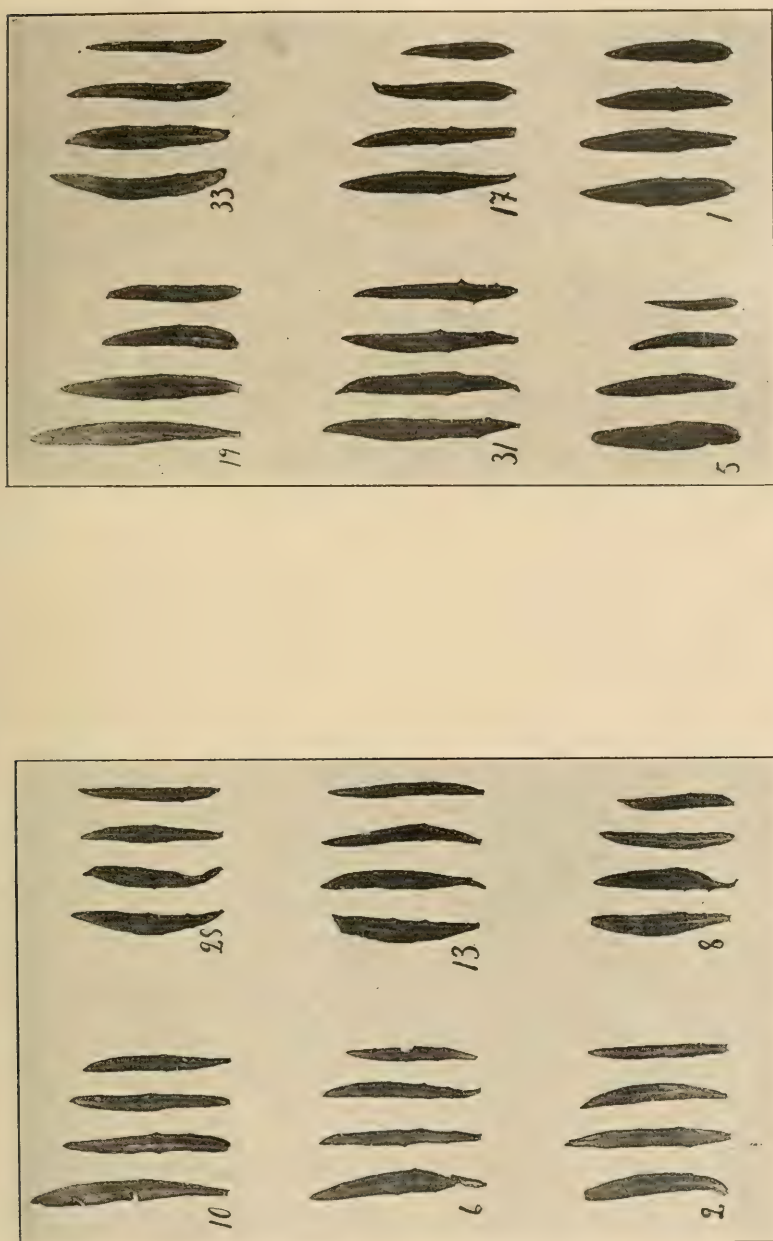


Fig. 60. *H. umbellatum*. Leaves of cult. Stebag inland type.

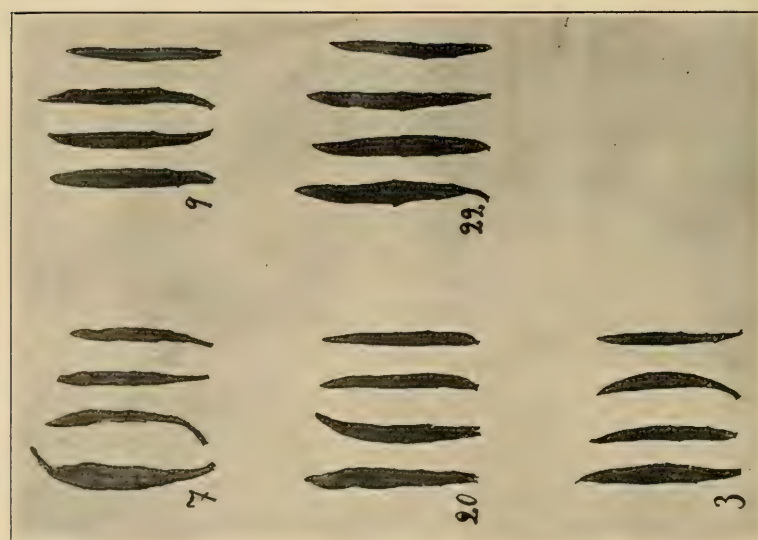


Fig. 61. *H. umbellatum*. Leaves of cult.
Stehag inland type.



Fig. 62. *H. umbellatum*. Leaves of cult. Hallands
Väderö cliff type.



Fig. 63. *H. umbellatum*. Leaves of cult. Kullen cliff type.

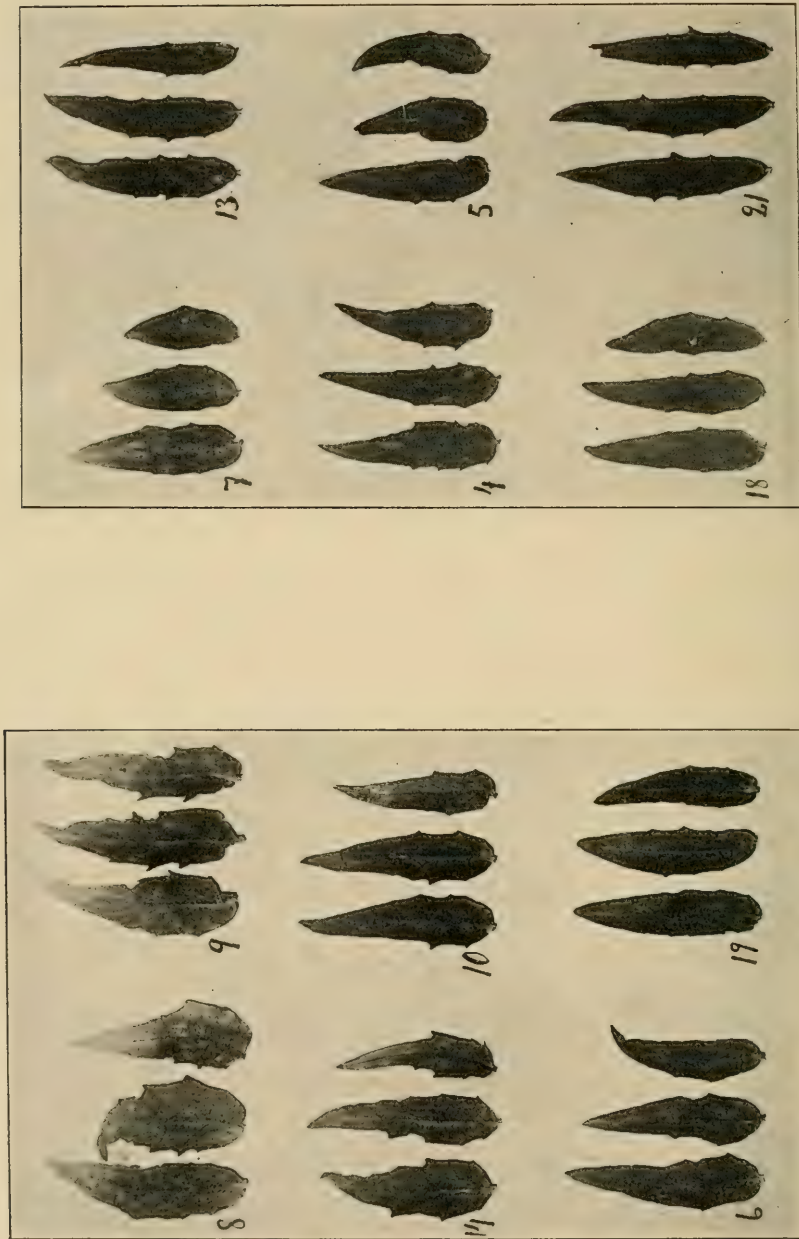


Fig. 64. *H. umbellatum*. Leaves of cult. Stenshuvud cliff type.



Fig. 66. *H. umbellatum*. Leaves of cult.
Vitemölle dune type.

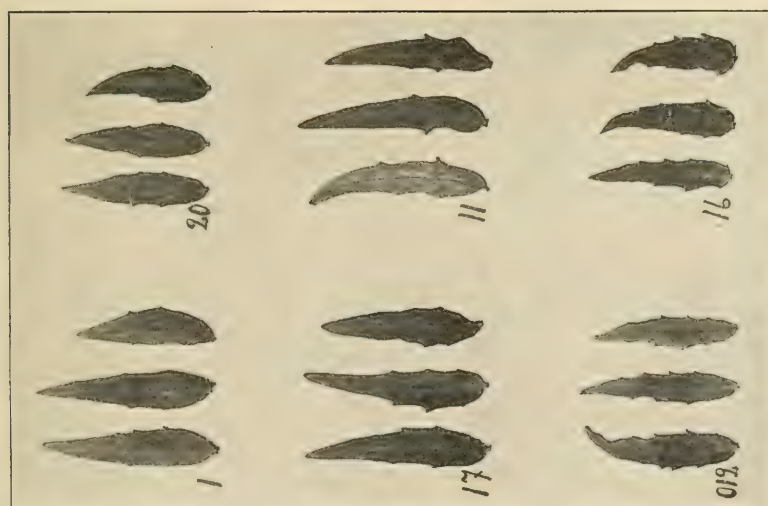


Fig. 65. *H. umbellatum*. Leaves of cult.
Stenshuvud cliff type.

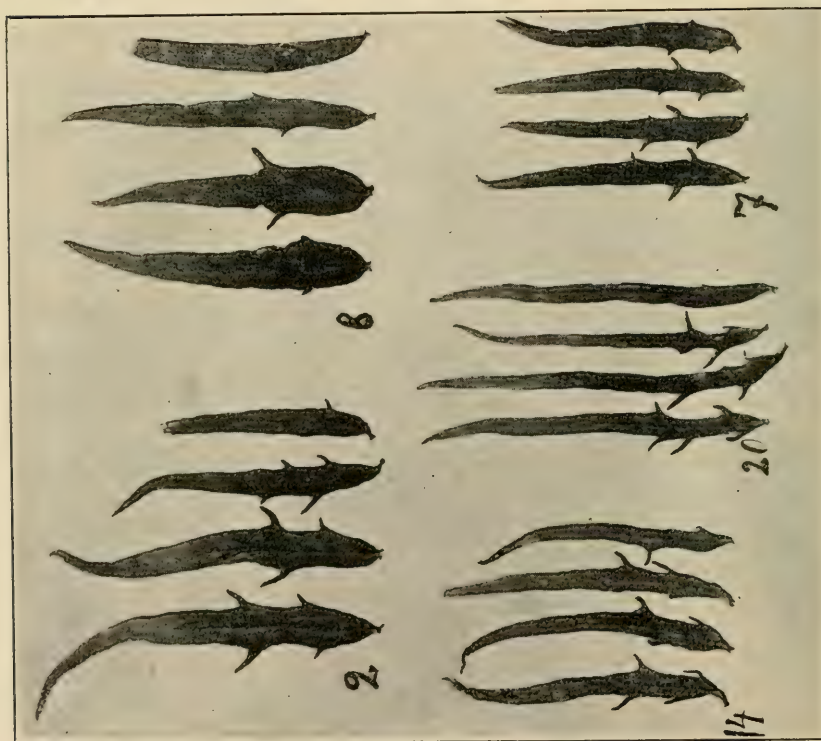


Fig. 67. *H. umbellatum*. Leaves of Falkenberg dune type.

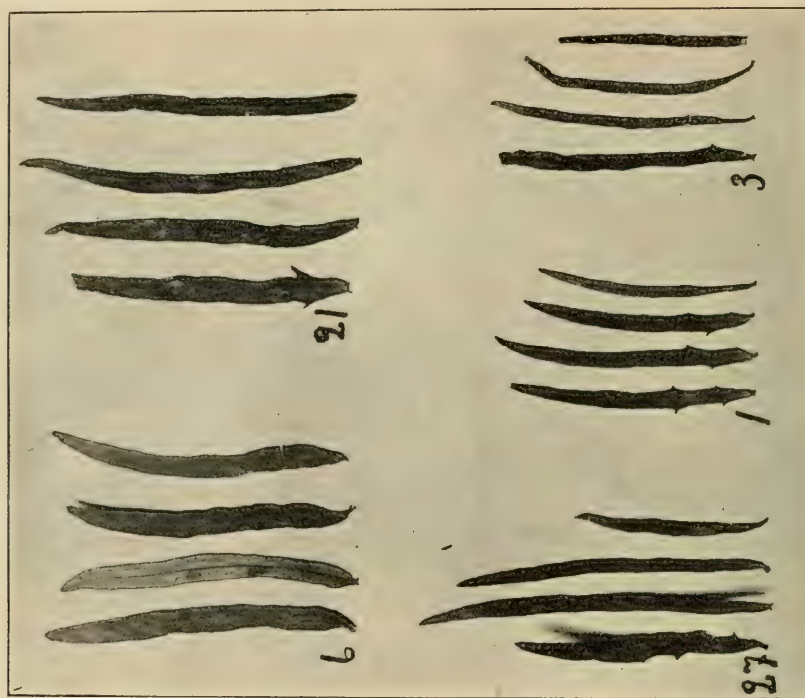


Fig. 68. *H. umbellatum*. Leaves of cult. Halmstad dune type.



Fig. 69. *H. umbellatum*. Leaves of cult. Torekov dune type.

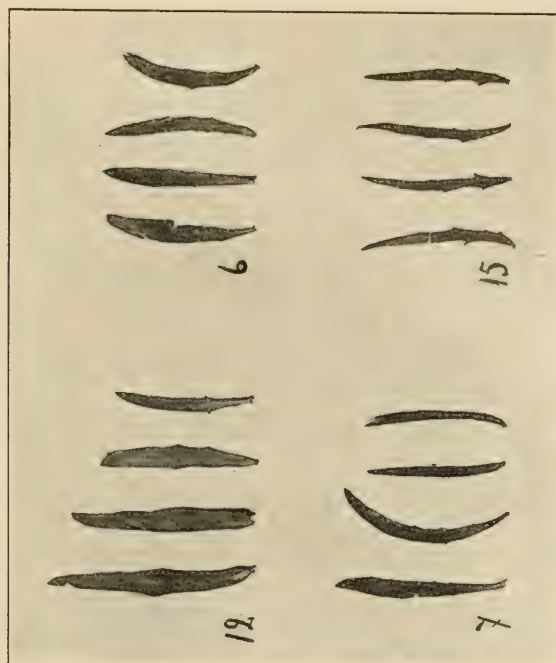


Fig. 70. *H. umbellatum*. Leaves of cult. Skelderviken dune type.

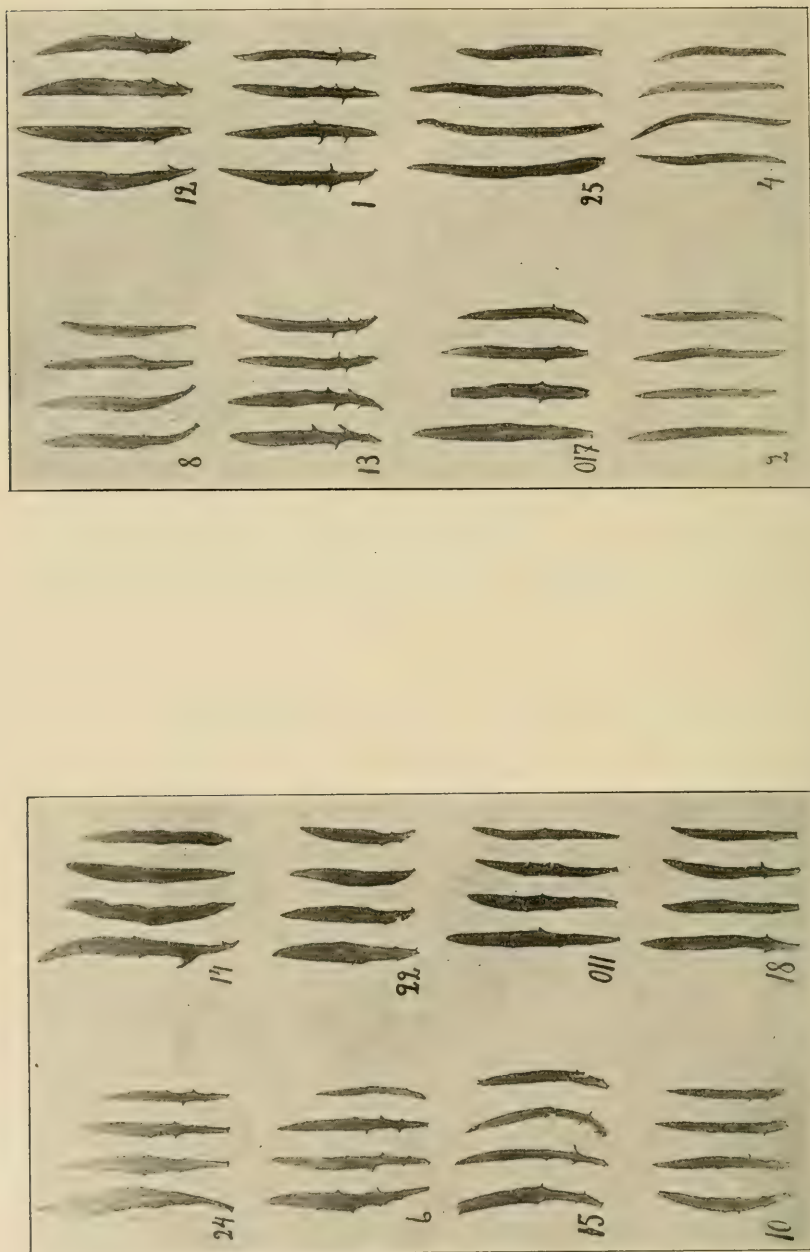


Fig. 71. *H. umbellatum*. Leaves of cult. Nyhamm dune type.

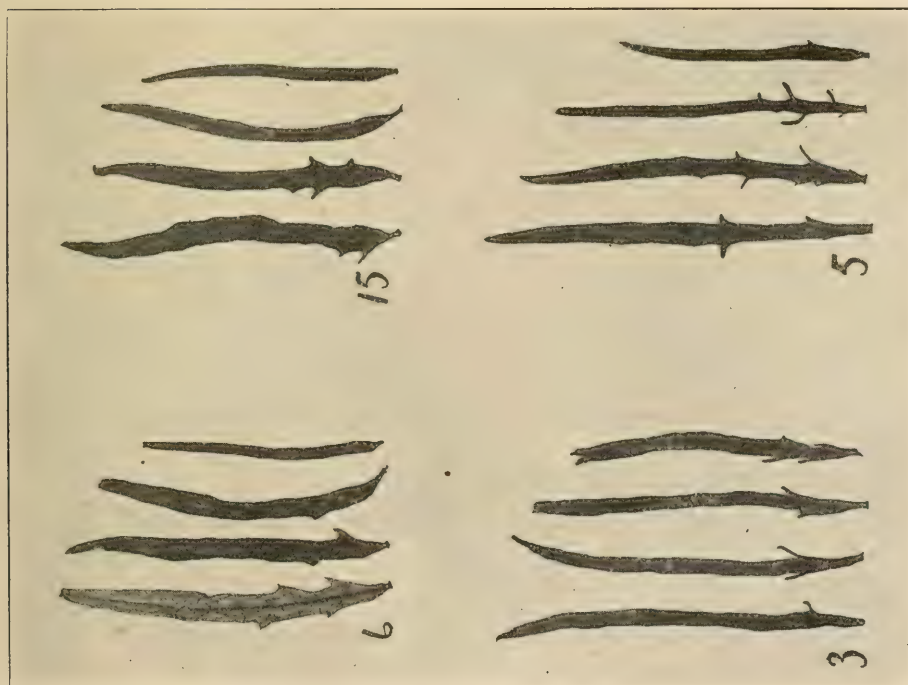


Fig. 72. *H. umbellatum*. Leaves of cult. Sandhammar dune type.

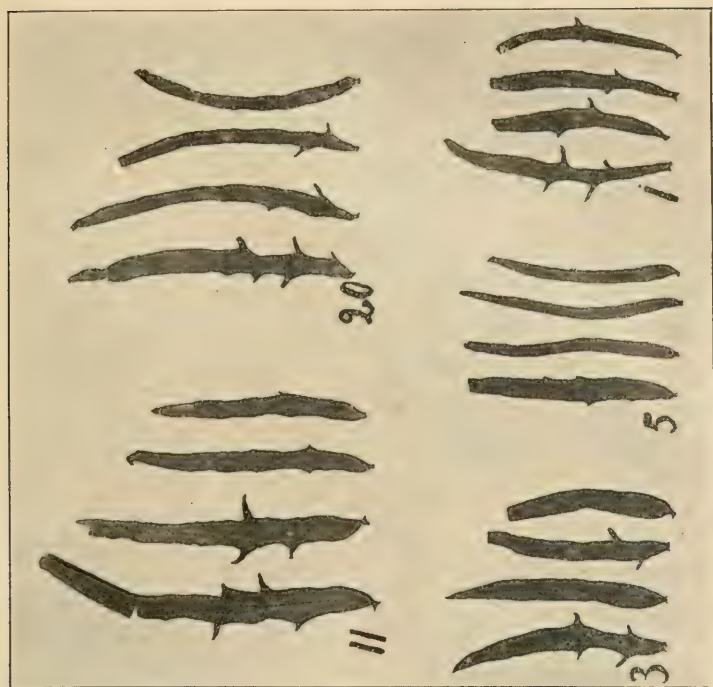


Fig. 73. *H. umbellatum*. Leaves of cult. Vombsjön dune type.

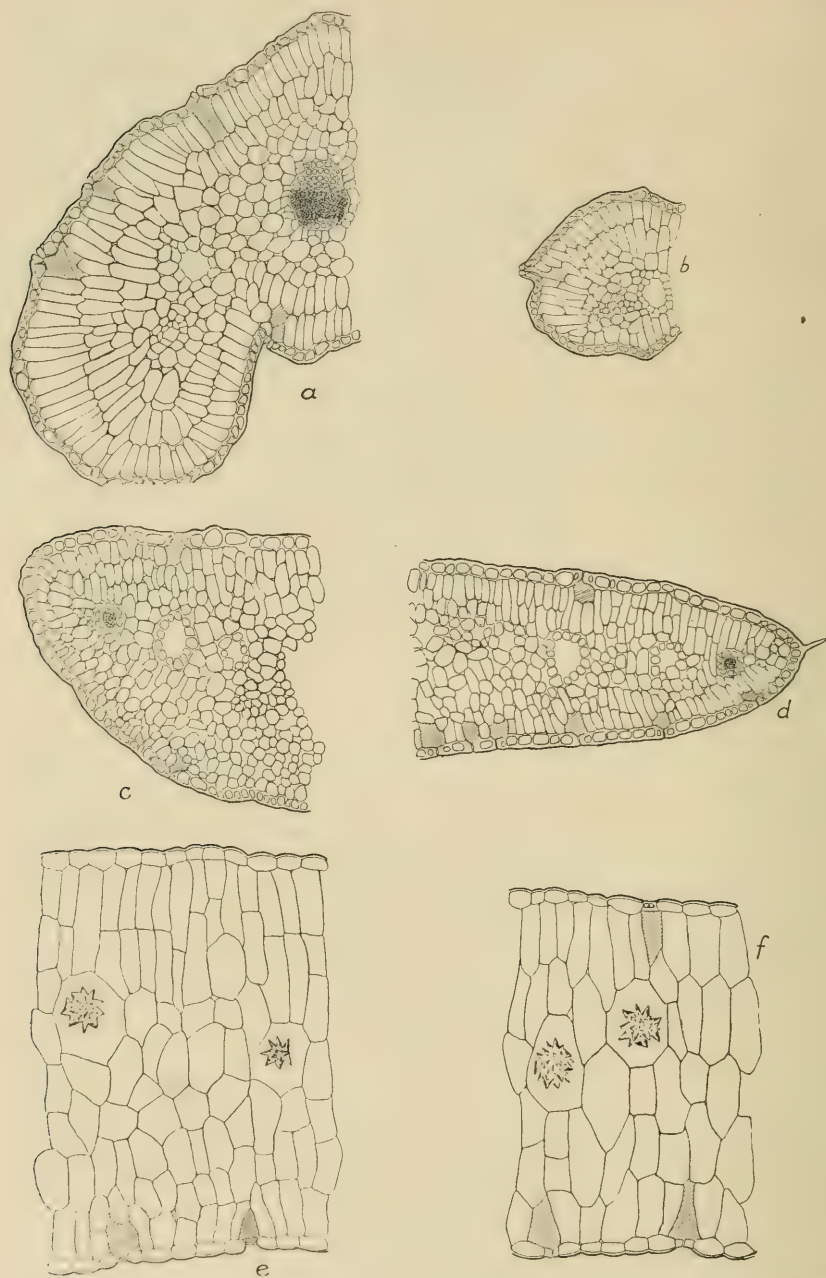


Fig. 74. Cultivated coast type (a) and inland type (b) of *Matricaria inodora*, and of *Armeria vulgaris* (c and d). Cult. east coast type of *Atriplex sarcophyllum* (e), and the Sound type (f). Figures drawn with a Zeiss camera lucida. $\times 60$.

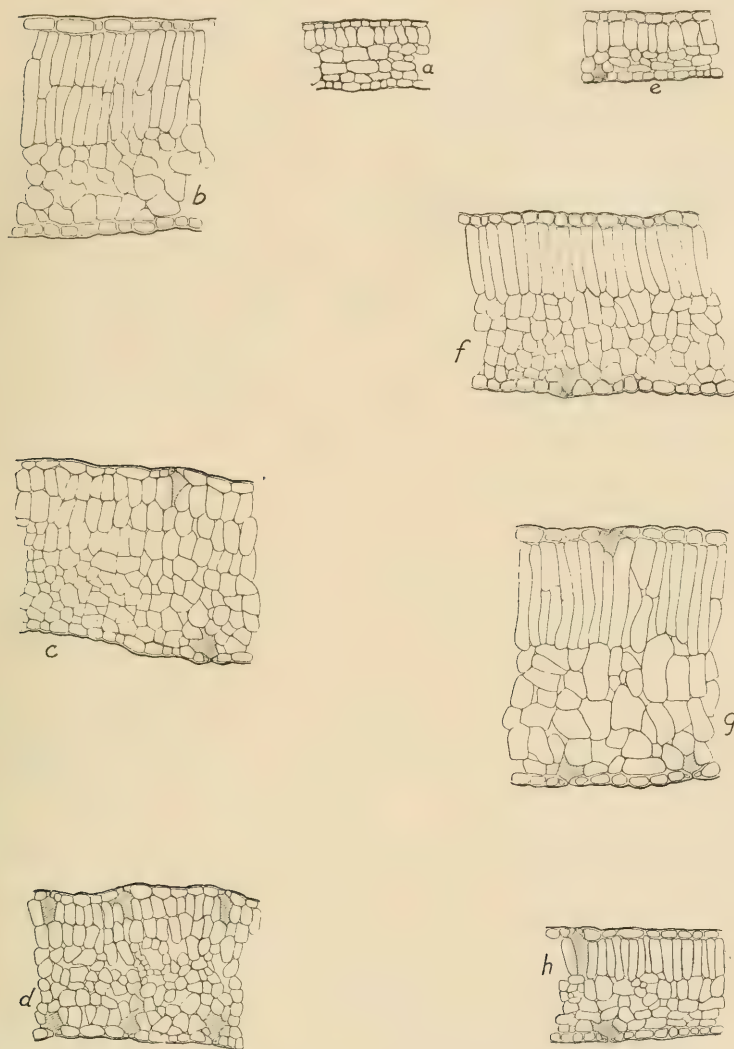


Fig. 75. Shade leaf (a) and leaf of the same plant in the experimental field (b) of *Lysimachia vulgaris*. Cult. coast type (c) and inland type (d) of *Leontodon autumnalis*. Shade leaf of the coast type of *Solanum Dulcamara* (e) and leaves of the same plant in the experimental field in 1921 (f) and 1922 (g). Leaf of the cultivated inland type of the same species (h). Figures drawn with a Zeiss camera lucida. $\times 80$.

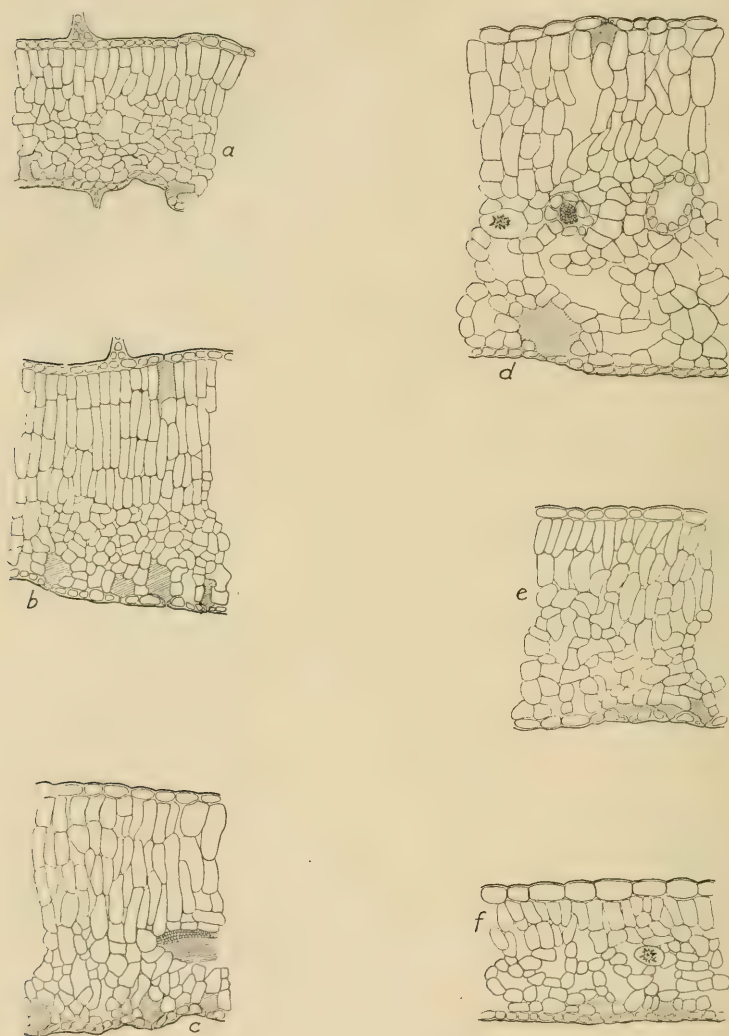


Fig. 76. Leaves of cultivated inland type (*a*), dune type (*b*), and sea-cliff type (*c*) of *Hieracium umbellatum*. Leaves of cult. forest type (*f*), coast type (*e*), and Alpine type (*d*) of *Melandrium rubrum*. Figures drawn with a Zeiss camera lucida. $\times 60$.

II. THE CONTROLLING EFFECT OF THE HABITAT FACTORS UPON THE GENOTYPICAL COMPOSITION OF THE SPECIES-POPULATION.

In the above an attempt has been made to show to what extent the behaviour of a plant species in different habitats is the result of a direct response to the environment on the part of the individual plant, and to what extent it is due to the presence in the different habitats of different hereditary variations. While in some cases the observed characteristics were found to be purely modificatory, the differentiation of the species-population into different hereditary variations in the various habitats was found to be the rule in the majority of cases. Although the conclusive proof of this latter proposition, viz. breeding experiments, has so far been presented in but very few cases, little doubt remains as to the hereditary nature of the characteristics seen in the cultures. The case of *Hieracium umbellatum* may be taken as an example. In the cases where plants have been raised from seeds (tables 14, 15, 16, 19, 27, 28) the results corroborate the view based upon the experiments with the transplantations. A further corroboration of the facts is furnished by the series which show an increase in the prominence of the habitat characteristics when cultivated, which increase has been shown to be present, in regard to the width of the leaves, in the case of the sea-cliff type from Hofs Hallar, Kristineberg and Stenshuvud. The opposite view, that this broad-leaved cliff type is for instance a habitat modification of the inland type, cannot possibly be upheld in the face of such facts. The behaviour in nature of the different types in places, where they come into contact with each other and more or less overlap, furnishes another proof. Mixed populations from such zones of contact have been discussed in the above and listed in tables 25 and 26. The argument increases in strength when it is seen that in a strictly intermediate area between two habitats of different nature and populated by two different types no intermediate population is found but on the contrary individuals of the two definite types and bastards between them appear. A such neutral zone, into which habitats of different nature insensibly grade, has been located on the eastern coast of Scania at Kylsgård (see above, pag. 291), where the drift-sand region of Sandhammar merges into the arenacious fields of the north. If the dune types of the drift-sand region and of the arenacious fields were but modifications, a third intermediate habitat modification would most probably be met with in this intermediate

area. This is not the case. A field examination of 86 individuals from this zone gave the following classes: 8 more or less erect, 31 ascending, and 47 prostrate. A similar classification of 112 individuals within the drift-sand region proper (at Löderup) gave the following result: 44 more or less erect, 61 ascending, and 7 prostrate. An examination of 119 individuals at Vitemölle, in the area of the arenacious fields, resulted in the following relations: 7 ascending, and 112 prostrate. The different groups found in the population at Kylsgård substantiate the view that the intermediate zone between the areas occupied by the dune forms of the drift-sand and of the arenacious fields respectively is inhabited by fragments of these two types and, probably, by bastards between the two types. The population in question conforms to that which is to be expected in the case of hereditary forms meeting in a transitional belt. It thus confirms the statement to the same effect already made by NÄGELI (1866), and also the opinion expressed by BATESON (1913) that in the area of intergradation of two hereditary types no uniformly intermediate population is found but, on the contrary, fragments of the two types together with mongrels between them.

It does not seem necessary to review once more the question of the hereditary nature of the types of different species distinguished above. The data collected from the cultural experiments furnish ample evidence of the hereditary differences between the different types. Certain characteristics usually common to all or to the majority of the individuals of a certain habitat have facilitated their grouping into habitat types, in spite of the hereditary differences seen between the individuals of the same type. These habitat types may sometimes appear more homogeneously in the field than in the cultures, as has been shown to be the case with the *Centaurea* and *Succisa* dwarfs of the salt meadows as well as with the *Hieracium* population at Vitemölle (table 29). The masking of the hereditary differences between the individuals of such types by the modifying effect of extreme habitat factors is readily revealed upon culturing the types. When, nevertheless, the individuals of a type of a definite habitat so often appear to be »fixed» as to certain characteristics, the factor responsible for this fixity becomes of great interest.

To take refuge in the Lamarckian view of the origin of the characteristics in question seems wholly futile. It must suffice here to refer to the current handbooks (JOHANNSEN, 1913; BAUR, 1914) for a full account of the difficulties met with when the attempt is made to make this

theory a basis for the explanation of the facts. From an ecological point of view the arguments already raised against such a theory by NÄGELI (1866) may still be considered valid. We have found that the habitat type — even if it may appear to be quite homogeneous in its habitat — is made up of a number of individuals of which — in the case of allogamous plants — none may represent the genotype of another. These individuals are nevertheless exposed to the same environmental factors and should in time become identical with one another, according to the Lamarckian view. NÄGELI denies — and surely upon good grounds — any such effect of the environmental factors. NÄGELI says further that when for some reason two varieties are each confined to a special habitat, there is not found an intermediate variety in the transitional area between the two habitats, which most likely would have been the case had the varieties been direct products of the habitat. The force of this argument has been especially appreciated by BATESON (1913). It applies with equal strength to the *Hieracium* population in the transition area dealt with above, and will probably also be found to hold good in the great majority of cases which involve the distribution of »climatic varieties», as is repeatedly maintained by BATESON.

When the Lamarckian view must thus be discarded as an explanation of the characteristics which, in spite of the hereditary differences present, are common to the separate individuals of one and the same habitat type, reference must be made to the Darwinian theory of selection. The attempt to make selection responsible for the definiteness of a certain type has been made over and over again. We know now for certain, however, that definiteness of a type does not necessarily mean that the special characteristics exhibited by the type in question have made possible or have contributed to the survival of that type in a certain habitat. When a few individuals or a colony become isolated and remain isolated from intercrossing with the multitude of the species-population, the chances are that these isolations will in time exhibit peculiarities of characters not found in the rest of the population. For a full account of the problem reference should be made to BATESON (1913). Illustrative examples of the origin of »species» due to the existence of barriers to intercourse are furnished by the Hawaiian snails of the genus *Achatinella* (GULICK, 1905), by the aberrant rat colonies which LLOYD (1912) found confined to isolated buildings in the towns of British India, or again by the aberrant rat populations

each confined to a certain farm house or a certain steamer as mentioned by HAGEDOORN (1921), etc.

That the differentiation of the plant species into the different hereditary habitat types discussed in the first part of this paper cannot be adequately accounted for by recourse to such sporadic variability preserved by chance isolation will be made clear in the following. On the contrary it will be established that these habitat types in all probability represent definite genotypical responses of the plant species to definite habitat factors. The data bearing upon this question have been collected under four headings.

1. THE SPECIALIZATION OF THE HABITAT TYPES TO DOMINANT HABITAT FACTORS.

The effort so often made by ecologists to interpret the habitus and the morphological details of a plant as adaptations has no doubt led to undue generalization of the facts. It is evidently the genotypical constitution of the plant which is the point of primary importance. It is a generalization of the facts to maintain that the prostrate habit of growth enables the prostrate forms of *Atriplex sarcophyllum* to live on the exposed Swedish west-coast while erect forms of the same species, because of their erectness, are expelled from this coast strip. Comparative physiological experiments with individuals differing genotypically from each other only as to the factor or factors responsible for the difference of growth would probably yield some information as to this point. It must be remembered, however, that it is the sum total of the genes, the »Gesamtgenotypus» (JOHANNSEN, 1914), which doubtless determine the presence or absence of a certain form in a certain habitat.

Thanks to their genotypical constitution — and not necessarily on account of certain phenotypical, morphological characteristics — these prostrates support life where the erects do not. In some cases, however, a special habitus seems so related to definite habitat factors that we are compelled to assume that it is the particular reaction type of a particular genotype that enables the organism in question to live in a certain habitat. Such is the case with some of the above-discussed *Hieracium* habitat types. The dune type of the arenacious fields differs from the type of the shifting dunes mainly in the extreme prostrateness of the stems. It grows well in the grassy plains and stationary dunes but avoids the shifting sand dunes, where it would probably be sand-covered and die (since the power of shoot-regeneration is very limited in this type, though it is on the contrary most pronounced in the type of the

shifting dunes). At Vitemölle the type abounds on the stationary dunes some hundred metres from the beach, while it occurs but rarely on the outer dune bank of the beach, where the substratum is moving and not stable. The same phenomenon may be seen on the coast just north of Cimbrishamn. The inference that it is only the specialized type of the shifting dune which is able to inhabit the moving dune banks of the beach is further strengthened by the examination of the *Hieracium umbellatum* population on certain points on the south-coast of Scania, viz. at Falsterbo and Ystad (list nos. 16 and 17). Although some of these individuals are procumbent, the structure of the leaves of these populations is that of the inland type. The type growing in the woods in close proximity to these beach localities also shows most resemblance to the inland type. The plant is extremely rare on the outer beach dune at Falsterbo. The case is the same at Ystad (Nybroån), where only 7 individuals were found on a 5-metre broad stretch of 300 metres' length. For the sake of comparison it may be mentioned that a similar stretch at Löderup (in the Sandhammar region), where the type of the shifting dune begins, an average of two individuals to the square metre were found growing on the outer beach-dune. It seems clear from this that the inland form is unable to populate the dune banks. It may also be suggested that the reason why a dune type has not become differentiated from the species-population in these localities lies in the fact that the woods harbouring the inland type run down to the beach. It is probable that an incessant intercrossing between the individuals which have succeeded in establishing themselves on the dune and the rest of the population is maintained, and thus the isolation of a specialized dune form is prevented.

The same inability of the inland type to populate the beach is found at Sofiero (on the Sound), where the type covers the *Calluna* bluffs, about 50 metres distant from the beach proper, and extends inwards through the woodland. In this locality not a single individual is found to have established itself on the sandy beach below the bluffs.

The intimate relation between type and habitat is also apparent in the case of the so-called climatic varieties (BATESON 1913; NILSSON-EHLE, 1914). The zonation of a species-population into coast types and an inland type, repeatedly discussed in the first part of this paper, furnishes an example of the same order, as does also the occurrence of different types on the east-coast and on the west-coast of Sweden (*Atriplex sarcophyllum*, *Matricaria*, *Solanum* etc.). It would seem to

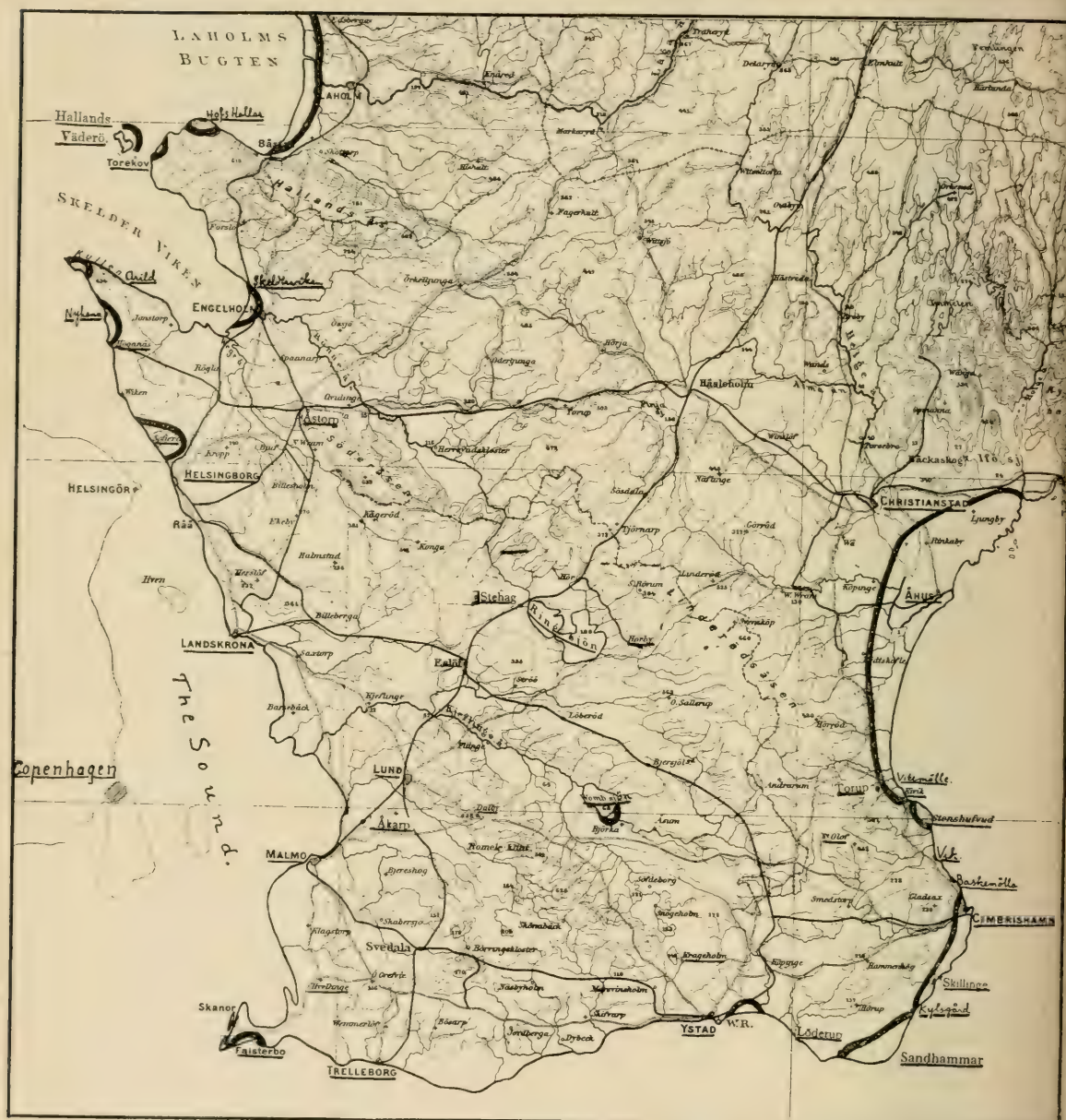


Fig. 77. Province of Scania. The distribution areas of the different coast types of *Hieracium umbellatum* marked schematically with heavy lines. Scale 1:1000000.

be a difficult task to deny that these types are specialized to their respective regions. The influence of the habitat factors upon the composition of the species-population is perhaps best illustrated in the case of *Armeria vulgaris* on the west-coast of Scandinavia. This coast strip runs through climatically widely different latitudes, and the population differs accordingly, as has been shown above. The northernmost type of the species is the var. *sibirica* Turcz. The succession of *Armeria* types on the Scandinavian coast-line partly repeats itself on the coast of Greenland, where the »*maritima*» type is confined to the southernmost portion of the coast, while the var. *sibirica* succeeds it to the north (KOLDERUP ROSENVINGE, 1896).

2. THE CORRESPONDENCE BETWEEN THE ALTERNATION OF HABITAT AND HABITAT TYPE.

The controlling effect of environmental factors on the composition of a species-population is most clearly brought out in the cases where the reappearance of a distinct locality occasions the reappearance of the habitat type typical of that locality. The different *H. umbellatum* types furnish good evidence on this point. The alternation of sea-cliffs and shifting beach-dunes on the Swedish west-coast gives rise to a corresponding alternation of the bushy, broad-leaved sea-cliff type and the dune type. Wherever the *H. umbellatum* population on that coast strip has been investigated, the sea-cliff localities (Kristineberg, Marstrand, Varberg, Hofs Hallar, Hallands Väderö, Kullen) have been found to harbour only the broad-leaved sea-cliff type. The beach dune localities investigated (Falkenberg, Halmstad, Torekov, Skelderviken, Nyhamn), which alternate with the cliff localities, have conversely been found to harbour the dune type.

That a similar correspondence in the alternation of habitat and habitat type may take place within a geographically very limited area is seen from the distribution of the *H. umbellatum* types in the south-east corner of Scania. The successions of habitat types described below take place within an area found to be about 35 kilometres in extent. The prostrate dune type of the arenaceous fields is the only type found at Vitemölle, as was stated above. This type is succeeded by the Stenshuvud sea-cliff type south of Kivik, which again is replaced by the first-reappeared type a little farther to the south, where the sand-fields reappear. The type in question now flourishes as far south as the extent of the sandfield area, but is replaced by the type of the shifting dune as soon as the drift-sand of the Sandhammar region be-

gins (at about Kylsgård). The mixed populations in the transition belts between the distribution areas of the different types have already been discussed.

The map of Scania (fig. 77) reproduced here and showing schematically the distribution areas of the different coast types of this province should be consulted in this connection.

3. THE LOCAL DIFFERENTIATION OF THE HABITAT TYPE FROM THE SPECIES-POPULATION.

When, in passing from South to North or from the plains into Alpine levels, a zonation of a species-population into different climatic types, corresponding to the changes in climate, is found to take place, the conviction is forced upon us that these types are intimately related to the different external factors. The repetition of the zonation in regions far distant from each other, as for instance the zonation of *Armeria vulgaris* on the coasts of Norway and Greenland, increases the strength of this assumption. The further question whether this repetition is due to a local differentiation of the respective types from the species-population, or is the result of a migration of an once differentiated type into suitable habitats, becomes of great interest in this connection. In the following an attempt will be made to throw some light upon this question by the aid of the cultivated habitat types of *H. umbellatum*.

It is convenient to start with the type of the shifting beach-dunes. If the collections of leaves of this type (figs. 67—72) are examined, it is at once seen that the series from the various places exhibit considerable differences. While the series from the Sandhammar set (fig. 72) fairly closely resembles the Halmstad set (fig. 68), important differences as to leaf shape are seen in the Falkenberg set (fig. 67). These individuals do not have the linear leaves typical of the first series, but have leaves which are much pointed and remarkably broad in their lower part. Even in the individuals with quite narrow leaves the characteristic leaf-base is always to be seen. Thus these leaves show resemblances both to the cliff-type (which has the leaves broadest in the lower half) and to the dune type at Halmstad and Sandhammar (which has long and narrow leaves). Now when the Falkenberg dune population as a whole shows these undoubtedly non-essential leaf-characteristics, the assumption appears most reasonable that the type in question has become locally differentiated from a mixed population of the cliff-type (which is already found typically at Varberg) and of the dune type of the south.

The Torekov set (table 14, fig. 69) is very interesting in this connection because of its close proximity to the broad-leaved cliff-type of Hofs Hallar and Hallands Väderö, which has already been discussed. The collection raised from seeds includes individuals with varying shape and width of leaf. Some show resemblance to the cliff-type leaf, others to the leaf of the inland-type (broadest in the middle). When it is found (cf. tables 13, 15; fig. 62) that the Torekov set includes individuals with a leaf narrowness only exceptionally found in the cliff series, we may well assume that the Torekov type has been differentiated locally from the *H. umbellatum* population of that region in response to dune conditions. The individuals with leaves resembling the inland type have the leaf-width typical of the most narrow-leaved individuals of that type (cf. figs. 59—61). As to leaf-width only the most narrow-leaved individuals seem thus to have been favoured, while the particular shape of the leaf, broadest in the lower portion or in the middle, does not seem to be of any moment.

There are also dune types consisting almost entirely of individuals with leaves of a shape typical of the woodland type of the interior, e. g. with leaves broadest in the middle. These are the series from Nyhamn and Skelderviken (figs. 70—71). Inspection in the field of the *H. umbellatum* population in these localities has also brought out this peculiarity.

The narrow-leaved type of the shifting dunes is thus seen to differ in different places in regard to the detailed shape of the leaves. It may have exclusively linear leaves (Halmstad, Sandhammar), or the leaves broadest towards the base suggestive of the particular shape of the cliff type (Falkenberg), or may be made up almost exclusively of individuals with leaves broadest in the middle and may thus resemble in this character the inland type (Skelderviken, Nyhamn). It may finally be composed of individuals some of which resemble the cliff type, others the inland type, in regard to this characteristic (Torekov).

I do not think that these findings are consistent with the generally accepted migration theory. The differences observed, which must be considered quite non-essential to the existence of the plant in the various dune localities, go to show that the dune type has on the contrary become differentiated separately at different points, as a response on the part of the species-population to dune conditions.

The broad-leaved sea-cliff type of Stenshuvud illustrates, I think, much the same thing. The important characteristics of this type, which distinguish it from the cliff type of the west coast, viz. the

erect growth and the more contracted inflorescence, also characterize the woodland type of the interior. This latter type grows, as has been mentioned before, not far from Stenshuvud. It therefore appears probable that the Stenshuvud cliff type has become differentiated from the local species-population without the intervention of the cliff type of the west coast. Different crosses now being made are expected to give some information in the near future as to this point.

4. THE PARALLELISM BETWEEN THE MODIFICATION AND THE HEREDITARY VARIATION.

The morphological parallelism between the modification and the hereditary variation offers an additional proof of the control of the environmental factors upon the direction of the differentiation process of the habitat types. The structural characteristics brought about when a non-halophyte is allowed to develop in solutions of sodium chloride, when a Lowland mesophyte is exposed to an Alpine climate, or when a land-plant is submersed, are all in the nature of reaction structures arising through reaction to environmental changes. When it is found that these same habitats, which lead to modificatory succulence, dwarfness, etc. in some forms of the species, are habitually populated by other forms of the species in which these morphological characteristics are hereditary, no doubt would seem to remain as to the influence of the habitat factors upon the genotypical composition of the species-population present in a certain habitat. That this controlling influence may be more or less close has been alluded to in the case of the *Succisa* populations treated above, as well as in the treatment of *Atriplex* and *Matricaria*. The groups dealt with in the first part of this paper furnish, for the rest, ample evidence of the parallelism between modifications and hereditary habitat types.

The fact that in the majority of the cases investigated not the habitat modification of the plant but the corresponding hereditary type of the species has been found to populate the habitat leads to a brief consideration of the theory of adaptive response. If organisms are able to respond directly and advantageously to changed conditions, we should certainly expect to find that the habitat which calls for changed structures on the part of the organisms in order to become inhabitable would be populated with organisms thus modified. When this only to a limited degree seems to be the case, the course followed being rather a genotypical differentiation of the species-population into

different, hereditary habitat types, the advantage of such responses on the part of the individual becomes highly questionable. The conclusions to be drawn from the data presented in this work point rather to an interpretation of the habitat modification opposite to the theory of adaptive response.

The question may be made clearer by the assumption that the same characteristic which in one form of the species (the resulting modification) requires the exposure to an environmental factor of high intensity in order to become developed, may in another form (the hereditary variation) result as a response to a very much lower intensity of this factor (TURESSON, 1919 a). It is conceivable that the habitat factor responsible for the development of the characteristic in question may at the same time act as a limiting factor upon the general development in the case of the modification, while no such limiting action results in the hereditary variation because of the promptness with which it responds to this same habitat factor. The readiness with which an extreme habitat so often is populated by the hereditary habitat type to the exclusion of the parallel habitat modification indicates precisely this nature of the »adaptiveness» of the both forms.

The general results obtained by KÜSTER (1916), DETTO (1904) and other investigators, who have attacked the problem from other aspects, seem to be consistent with the view developed above.

III. THE SPECIES AND THE VARIETY AS ECOLOGICAL UNITS.

It should not be thought that the differentiation of a species-population into hereditary habitat types is a phenomenon peculiar to the species discussed above. The cultivations hitherto made of other species, including for instance *Rumex acetosa* L., *Solidago virgaurea* L., *Artemisia campestris* L., *Campanula rotundifolia* L., *Ranunculus acer* L., indicate precisely the same behaviour. The same will very likely be found to hold true for the majority of common plant species. It is in fact to be assumed that the rarity of certain species is in great measure due to a decreased power of genotypical response to habitat differences, climatic and edaphic, within their area of distribution.

Thus, as a result of genotypical responses of the species-population to different habitats, isolated units are formed within the species much in the same way as contemplated by JORDAN (1905) and HAGEDOORN (1921). However, to speak of such units as »species»,

as is done by these writers, is largely to strip the ordinary species, as found in nature, of one of its most characteristic qualities, viz. the ability to respond genotypically to a wide range of different habitats with such units or habitat types, representing various combinations of Mendelian factors. The further discussion of this subject leads to a consideration of the species and the variety as ecological units.

The concept of the species has undergone various changes since the time of LINNAEUS. Darwinism, as also Lamarckism before it, by the nature of the theory led to the conception of the species as mere conventions, set up in order to facilitate a classification of ever-changing and therefore not clearly defined groups. The genetical analyses of Linnean species have again brought about a change; the genotype has now become the real unit, while the »collective» species is still to a large extent considered a conventional conception. This general notion is also reflected in the species-concepts recently propounded (LOTSY, 1916; HAGEDOORN, 1921). Whether this is a legitimate procedure, or whether it does not at the same time reflect the failure on the part of these investigators rightly to appreciate the ecological side of the species problem may perhaps be gathered from the following. It is well known that during the last two decades great progress has been made with regard to the experimental study of the species problem from the genetical point of view. Not only has Mendelism gone far to show that species follow the same laws as varieties with regard to segregation and combination; it has also been able to demonstrate and to a certain extent copy Nature's own course in the building up of new species. This has been admirably shown by LOTSY (1916) in the well known case of *Antirrhinum rhinanthoides*, produced from a cross between *A. glutinosum* and *A. majus* and so different from its parents that a trained botanist would refer it rather to the genus *Rhinanthus* than to *Antirrhinum*. It is constant in certain characters but varies in other in the same way as the Linnean species. The extravagant types produced by HERIBERT-NILSSON (1918) from various *Salix* crosses belong to the same category of facts. All of them (*Salix amerinoides*, *S. pendulifolia*, *S. monandra*) demonstrate in a striking way the process by which new and morphologically very remarkable organisms arise.

Thus, while the belief that the Linnean species of the present genetically represent complicated products of recombined Mendelian factors, or genotype compounds, has been strengthened, few would

maintain that the problems connected with the formation of the Linnean species are exhausted by this demonstration. Most of these species are, as every earnest inquirer will find, in their natural areas of distribution rather circumscribed products, which do not live in any extensive connubium with congeners of other species. The bridgeless gaps found between species of the same genus, the final moulding of the Linnean species, remain then to be explained. The Darwinian idea of selective processes at present offers to most minds a plausible explanation of the differentiation of Linnean species. Although very little is known with regard to the actual play of these selective processes, certain facts likely to demonstrate the complex nature of selection have been brought to light. KÖLREUTER (1761) showed that a species pollinated simultaneously with its own pollen and pollen from another species breeds true to type, in spite of the fact that it otherwise gives hybrids when crossed with that species. That the native pollen is favoured as compared with foreign has been shown by HERIBERT-NILSSON (1920) in the case of *Oenothera Lamarckiana*. He found that pollen tubes of *O. gigas* grew more slowly in the styles of *O. Lamarckiana* than the *O. Lamarckiana*'s own pollen tubes. The terms elimination, certation, prohibition, and substitution discussed by HERIBERT-NILSSON refer to phenomena which give rise to aberrant types of segregation. The importance of such gametic and zygotic complications has been discussed more recently by NILSSON-EHLE (1921). They are all particularly well calculated to throw light upon selective processes of great weight. To whatever extent this »pre-natal selection» may limit the output of new organisms, hybrids between already existing species would no doubt be more numerous and more widely distributed in nature were it not for the controlling effect of living and non-living factors of the outer world. Various disturbances involving different organs are frequently seen in hybrids and in »artificial» species, and this fact does not support the idea that such organisms are able to hold their own with nature. We are thus forced to the conclusion that the present-day species represent the necessary outcome of the complex processes of selection in this epoch of the earth's history (cp. HERIBERT-NILSSON, 1918). As a natural consequence we are led to the inference that a change in the non-living world brings about a corresponding change in the living, inducing a recombination of Mendelian factors now distributed in organisms, and resulting in the formation of new genotype compounds or species (= evolution).

The species problem is thus seen to be in a large measure an ecological problem. As such it has hitherto remained almost un-attacked from an experimental point of view. While at present the purely genetical side of the problem is fairly well understood, we have only to a slight extent been able to arrive at an understanding of the ecological questions involved. So much appears certain, however, that the Linnean species are units of the same importance ecologically as their constituent elements are genetically. In view of the necessity of keeping the distinction between ecological and purely genetical units

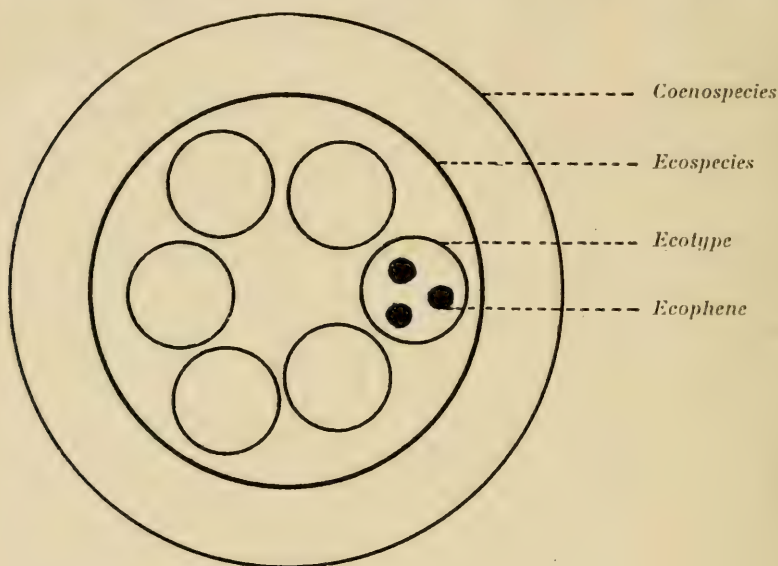


Fig. 78.

in mind, the term *ecospecies* has been proposed (Turesson, 1922) to cover the Linnean species or genotype compounds as they are realized in nature.

It is evident that we do not find realized in nature the whole possible range of combinations within such an ecospecies because of the control of living and non-living factors of the outer world. If the ecospecies be subjected to artificial crossing or withdrawn from the close control of some of these controlling factors, as is already accomplished to a certain extent when the species is brought under culture by man, the great number of possible combinations within the ecospecies might be brought to light. Such an extension of the limits ordinarily set by nature might also, as is well known, be attained when

different species become crossed. It seems appropriate — for theoretical reasons — to denote the total sum of possible combinations in a genotype compound by the term *coenospecies*¹. The ecospecies is then the genotype compound narrowed down to the ecological combination-limit.

The ecological sub-units of the ecospecies distinguished in the first part of this work have now to be briefly considered. They have been spoken of as types or habitat types. These terms for several reasons, and especially because of their vagueness, do not seem appropriate. The term »variety» might have been employed.

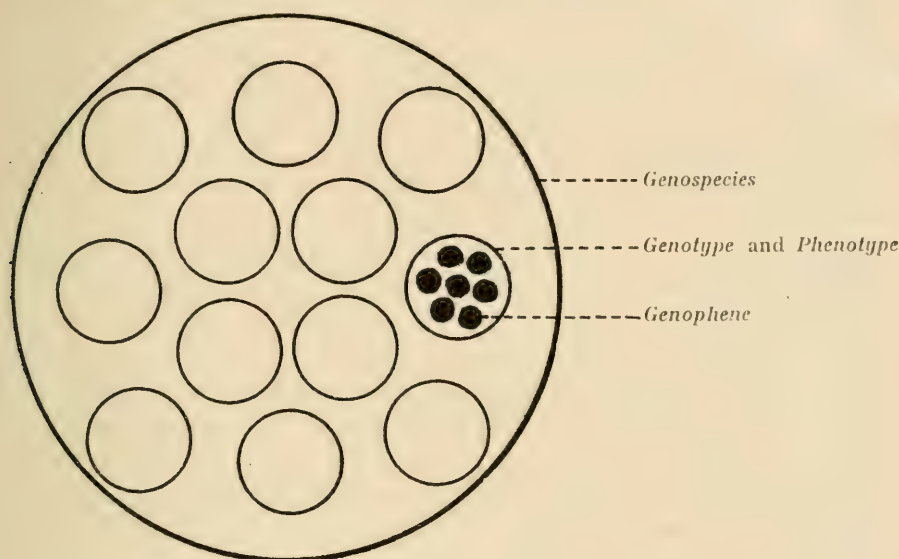


Fig. 79.

It is obvious, however, that this term gives an inadequate conception of the result of the genotypical reaction of an ecospecies to a specific habitat. It is rather arbitrarily used to denominate different kinds of hereditary deviations from a valid or supposed type, and cannot therefore be advantageously employed in any ecological sense. The term *ecotype* seems to be an adequate expression, and is therefore proposed for the ecological unit, to cover the product arising as a result of the genotypical response of an ecospecies to a particular habitat (cp. TURESSON, 1922).

¹ I take the opportunity of thanking Mr. OTTO R. HOLMBERG, Conservator of the Botanical Museum of Lund, for the coining of this term.

The importance from an ecological point of view of the differing genotypical reactions of the ecospecies, when distributed over a continuous area comprising different types of localities, seems to have been sufficiently demonstrated at this stage. We have been able to show, by the help of the cultures made, and by the differentiation of dune-ecotypes, sea cliff-ecotypes etc. that one and the same ecospecies succeeds in populating widely different habitats. It should not be argued, however, that the differing phenotypical reactions may not also be of great moment from an ecological point of view. This is all the more the case when it is found that a population in an extreme habitat responds as a whole with a reaction-type which is suggestive of a specialized ecotype, although it may be found upon culturing to be wholly or partly due to the modificatory effect of the particular habitat factors. The cases of the shade forms of *Lysimachia vulgaris* and *Solanum Dulcamara* on Hallands Väderö, and the *Centaurea* and *Succisa* dwarfs, analysed above, illustrate this mode of behaviour. The reaction-types of the ecotypes called forth by the modificatory influences of extreme habitat factors may appropriately be termed *ecophenes*.

It becomes necessary briefly to consider the genetical analogues of these units. The term *genospecies* has been proposed (cp. TURESSON 1922) to embody the facts of the genotypical construction of the ecospecies. The term, however, is properly to be employed for the genetical analogue of the coenospecies. The *genotypes* (JOHANNSEN, 1909) are, further, the Mendelian sub-units of the genospecies, as the ecotypes are the ecological sub-units of the ecospecies. The various reaction-types of one and the same genotype might be termed *genophenes*. The inclusion of the different genophenes of a genotype becomes then the *phenotype* (JOHANNSEN, 1909). The different units distinguished thus group themselves in the following series:

<i>coenospecies</i>	<i>genospecies</i>
<i>ecospecies</i>	
<i>ecotype</i>	<i>genotype, phenotype</i>
<i>ecophene</i>	<i>genophene</i>

Figs. 78 and 79 may facilitate the survey of the both unit-groups.

It should be said in conclusion that the study of the species along the lines developed in the present work is intended to furnish a necessary complement to the Mendelian study of the species pro-

blem. The importance of this line of research for the understanding of bio-geographical and bio-sociological questions is also evident.

SUMMARY.

1. Material of a number of Linnean species, brought under culture, has revealed the presence of a considerable hereditary variation within each species.
2. The hereditary variations of the species have been found in nature to be grouped into different types confined to definite habitats. Certain characteristics have been found to be common to all or to the majority of the individuals of each type, while other characteristics vary.
3. The following facts bring out particularly well the intimate relation of these habitat types to the habitat factors:
 - a) The characteristics of the types are apparently such that they specialize the types for certain habitats.
 - b) With regard to *Hieracium umbellatum* a close correspondence is found between the alternation of habitat and habitat type.
 - c) Cases have been found where a local differentiation of the habitat type from the species-population has in all probability taken place.
 - d) There is a morphological parallelism between the modification and the hereditary variation.
4. The evidence at hand does not support the idea that the habitat types have originated through sporadic variations preserved by chance isolation. On the contrary the facts go to show that the habitat type represents the genotypical response of the species-population to a definite habitat.
5. The Linnean species represents an ecological unit of great importance. It is specified as a *coenospecies* (defined above), narrowed down to the ecological combination-limit. A genotype compound of this order is here termed an *ecospecies*.
6. The term *ecotype* is used as an ecological sub-unit to cover the product arising as a result of the genotypical response of an *ecospecies* to a particular habitat.
7. The term *ecophene* is proposed to cover each of the reaction-types of the ecotypes arising through the modificatory influences of the combinations of extreme habitat factors given in nature.

8. The genetical analogues of these units are briefly considered, and the concepts of the *genospecies* and the *genophene*, defined above, are introduced.

LITERATURE CITED.

1. BATALIN, A. 1876. Cultur der Salzpflanzen. Regels Gartenflora.
2. BATESON, W. 1913. Problems of genetics. New Haven and London.
3. BAUR, E. 1914. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2 Aufl. Berlin.
4. BLYTT, A. 1874. Norges flora. Del II. Kristiania.
5. BONNIER, M. G. 1895. Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Ann. sc. nat. Bot. 7. ser., tome 20.
6. BOODLE, L. A. 1904. Succulent leaves in the wall-flower (*Cheiranthus cheiri*, L.). New Phytologist, Vol. 3.
7. BUCHENAU, F. 1896. Flora der ostfriesischen Inseln. 3 Aufl.
8. DAHLGREN, K. V. O. 1922 a. Om *Lysimachia Nummularia* i Sverige. Botaniska Notiser 1922.
9. — 1922 b. Selbststerilität innerhalb Klonen von *Lysimachia Nummularia*. Hereditas. Bd. 3.
10. DETTO, C. 1904. Die Theorie der direkten Anpassung. Jena.
11. DOMIN, K. 1904. *Lysimachia Zawadskii* Wiesner, eine interessante Form der veränderlichen *L. Nummularia*, L. Magyar Botanikai Lapok (Ungarische Bot. Blätter). Vol. 3.
12. DREJER, S. T. N. 1838. Flora excursoria Hafniensis. Hafniae.
13. FOCKE, W. O. 1902. Zur Flora von Wangeroog. 3 Die Armerien der Küste. Abh. Nat. Ver. Bremen, Bd. 17.
14. FRÖDIN, J. 1912. Tvenne västskandinaviska klimattfaktor och deras växtgeografiska betydelse. Arkiv f. Botanik, Bd. 11.
15. GLÜCK, H. 1911. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Teil 3. Die Uferflora. Jena.
16. GOEBEL, K. 1908. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin.
17. — 1913. Organographie der Pflanzen. Teil 1. 2 Aufl. Jena.
18. GULICK, J. T. 1905. Evolution, racial and habitudinal. Publ. Carnegie Inst. Wash., No. 25.
19. HAGEDOORN, A. L. and A. C. 1921. The relative value of the processes causing evolution. The Hague.
20. HERIBERT-NILSSON, N. 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd. 14, No. 28.
21. — 1920. Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas. Vol. 1.
22. JOHANNSEN, W. 1913. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2. Aufl. (1. Aufl. 1909). Jena.

23. JOHANSON, K. 1897. Huvuddragen av Gotlands växttopografi och växtgeografi. Vet. Akad. Handl., Bd. 29.
24. JORDAN, D. S. 1905. The origin of species through isolation. Science, N. S., Vol. 22.
25. JOST, L. 1913. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3 Aufl. Jena.
26. KERNER, A. 1891. Pflanzenleben. 1 Aufl. Bd. 2.
27. KLEBS, G. 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena.
28. — 1906. Über künstliche Metamorphosen. Abh. d. Naturf. Gesellsch. Halle. Bd. 25.
29. KOLDERUP ROSENINGE, L. 1896. Det sydligste Grönlands vegetation. Medd. om Grönl., Bd. 15.
30. KÜSTER, E. 1916. Pathologische Pflanzenanatomie. 2 Aufl. Jena.
31. KÖLREUTER, D. J. G. 1761. Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig.
32. LESAGE, M. P. 1890. Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Revue générale bot., tome 2.
33. LINDMAN, C. A. M. 1918. Svensk fanerogamflora. Stockholm.
34. LLOYD, R. E. 1912. The growth of groups in the animal kingdom. London. New York, Bombay, and Calcutta.
35. LOTSY, J. P. 1916. Evolution by means of hybridization. The Hague.
36. LUNDEGÅRDH, H. 1919. Ekologiska och fysiologiska studier på Hallands Väderö. II. Botaniska Notiser 1919.
37. MARSSON, T. F. 1869. Flora von Neu-Vorpommern und den Inseln Rügen und Usedom. Leipzig.
38. MASSART, J. 1902. L'accomodation individuelle chez le *Polygonum amphibium*. Bull. du jardin Bot. de l'Etat à Bruxelles, Vol. 1.
39. NEUMAN, L. M. 1882. Studier öfver Skånes och Hallands flora. Botaniska Notiser 1882.
40. — 1883. Berättelse om en botanisk resa till Hallands Väderö och närliggande delar af Skånska landet företagna med understöd af Kongl. Vetenskapsakad. år 1882. Öfversigt K. V. A. Förh. Bd. 40.
41. — 1884. Bidrag till kännedom om floran på Sveriges sydvästskust omfattande trakten mellan Halmstad och Engelholm. Göteborg.
42. — 1887. Botaniska anteckningar under sommaren 1886. Botaniska Notiser 1887.
43. — och AHLFVENGREN, F. 1901. Sveriges flora. Lund.
44. NILSSON-EHLE, H. 1914. Vilka erfarenheter hava hittills vunnits rörande möjligheten av växters aklimatisering? Lantbr.-Akad. Handl. och Tidskr. 1914.
45. — 1921. Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. Hereditas. Bd. 2.
46. NÄGELI, C. 1866. Ueber den Einfluss der äusseren Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche. Botanische Mittheilungen, Bd. 2. München.
47. OSTENFELD, C. H. 1906. Castration and hybridisation experiments with some species of *Hieracia*. Bot. Tidsskr. Bd. 27.
48. — 1921. Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium*, subgenus *Archieracium*. Journ. of Genetics, Vol. 11.

49. SCHIMPER, A. F. W. 1908. Pflanzen-geographie auf physiologischer Grundlage. 2 Aufl. Jena.
50. SCHMIDT, J. 1899. Om ydre Faktorerers Indflydelse paa Løvbladets anatomiske Bygning hos en af vore Strandplanter. Bot. Tidskr. Bd. 22.
51. SERNANDER, R. 1917. De nordeuropeiska havens växtregioner. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 11.
52. TURESSON, G. 1919 a. The cause of plagiotropy in maritime shore plants. Lunds Universitets Årsskrift, N. F. Avd. 2, Bd. 16, No. 2.
53. — 1919 b. Grupp- och artbegränsning inom släktet *Atriplex*. Botaniska Notiser 1919.
54. — 1922: The species and the variety as ecological units. Hereditas, Bd. 3.
55. WARMING, E. 1897. Halofyt-Studier. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 6 Raekke. Naturv. og mathem. afd., Vol. 8.
56. — 1906. Dansk Plantevaekst. 1. Strandvegetationen. København og Kristiania.
57. — 1909. Oecology of plants. Oxford.
58. WIESNER, J. R. v. 1913. Biologie der Pflanzen. 3 Aufl. Wien und Leipzig.
59. WINSLOV, A. P. 1879. Några ord om de svenska arterna av släktet *Armeria*. Botaniska Notiser 1879.
60. WITTE, H. 1906. Till de svenska alfvarväxternas ekologi. Uppsala.

TABLE OF CONTENTS.

The genotypical response of the plant species to the habitat	p. 211
I. The material and the cultures	» 213
1. Material and cultures of shade forms of mesophytic species	» 215
2. Material and cultures of Lowland dwarf forms	» 221
3. Material and cultures of succulent coast forms of mesophytic inland species	» 229
4. Material and cultures of different species of halophytes	» 238
5. Material and cultures of inland and coast forms of <i>Sedum maximum</i> (L.) Suter.	» 260
6. Material and cultures of inland and coast forms of <i>Armeria vulgaris</i> Willd.	» 265
7. Material and cultures of inland and coast forms of <i>Hieracium umbellatum</i> L.	» 275
II. The controlling effect of the habitat factors upon the genotypical composition of the species-population	» 331
1. The specialization of the habitat types to dominant habitat factors	» 334
2. The correspondence between the alternation of habitat and habitat type	» 337
3. The local differentiation of the habitat type from the species-population	» 338
4. The parallelism between the modification and the hereditary variation	» 340
III. The species and the variety as ecological units	» 341
Summary	» 347
Literature cited	» 348

ÜBER DIE FORM DES OHRLÄPPCHENS BEIM MENSCHEN UND IHRE AB- HÄNGIGKEIT VON ERBANLAGEN

VON KAARLO HILDÉN
HELSINGFORS, FINLAND.

TROTZDEM die Form des äusseren Ohres beim Menschen ein sehr hervortretender physiognomischer Charakter ist, haben ihr die Erbllichkeitsforscher fast gar keine Beachtung geschenkt. So fehlen in den allgemein bekannten Lehrbüchern von BAUR, CORRENS, GOLDSCHMIDT, HAECKER, MORGAN, PUNNETT, BAUER, v. HOFSTEN u. a. jegliche Angaben über die Erbllichkeitsverhältnisse jenes Merkmals. Nur LENZ berührt in einem kürzlich (1921) erschienenen Lehrbuch die Erbllichkeit eines hervortretenden Teiles des äusseren Ohres, des sog. *Ohr läppchens*, einer von der knorpeligen Ohrmuschel herabhängenden knorpelfreien, fetthaltigen Hautfalte. Unter der Überschrift »Missbildungen« erwähnt er das angewachsene Ohr läppchen, von welchem gesagt wird (S. 185), man habe es früher als ein Entartungszeichen deuten wollen und zu finden geglaubt, dass es besonders häufig bei Verbrechern und Geisteskranken vorkomme; das bestreitet aber der genannte Verfasser, indem er hervorhebt, dass das angewachsene Ohr läppchen ebenso oft bei normalen Menschen und in vollkommen gesunden Familien auftrete. Was die Vererbung anbelangt, so hält LENZ das angewachsene Ohr läppchen für eine erbliche Anomalie, die offenbar auf einer einfachen mendelnden Erbanlage beruht. Über die Dominanz wird jedoch nichts gesagt.

Eigentliche Untersuchungen über die Vererbungsverhältnisse des äusseren Ohres hat meines Wissens nur R. CARRIÈRE ausgeführt, von welchem wir eine neulich (1922) erschienene, auf Angaben über 15 deutsche Familien begründete Mitteilung in dieser Frage besitzen. In dieser Mitteilung wird vor allem das Ohr läppchen erörtert. Wie einige ältere Verfasser (GRADENIGO, KARUTZ) unterscheidet auch CARRIÈRE das frei herabhängende, das einfach angewachsene sowie das unter spitzem Winkel angewachsene Ohr läppchen. Er zieht aus seinem Material den Schluss, dass (S. 241) »sich das (einfach) angewachsene Ohr läppchen ohne Geschlechtskoppelung oder sonstige Ver-

wickelungen dominant vererbt» und weiter (S. 242), dass »das einfach angewachsene Ohrläppchen in der Aszendenz ein schräg angewachsenes haben kann, sowie, dass das schräg angewachsene in der Deszendenz aufspaltet, in anscheinend 75 % einfach und 25 % schräg angewachsene». CARRIÈRE betont indessen ausdrücklich, dass er infolge seines spärlichen Materials die Ergebnisse nicht als endgültig betrachten kann.

Schon ehe die obenerwähnte Mitteilung von CARRIÈRE erschienen war, hatte ich Material für eine Untersuchung der Erblichkeitsverhältnisse des äusseren Ohres gesammelt. Im Sommer 1921 unternahm ich zu anthropologischen und erblichkeitswissenschaftlichen Zwecken eine Reise nach Runö, einer kleinen, fast ganz isolierten Insel im Rigaschen Meerbusen, bekannt wegen ihrer altansässigen schwedischen Bevölkerung¹. Ich wählte jenen Volksplitter vor allem deshalb zum Gegenstande meiner Untersuchungen, weil man sich schon à priori denken konnte, dass die Bewohner wegen der schwer zugänglichen Lage der Insel nahe miteinander verwandt sein müssten, was ja die Erzielung von Resultaten im Gebiet der Erblichkeitsforschung in hohem Grade erleichtert. Meine Vermutung erwies sich als richtig. Abgesehen von einigen wenigen Personen (von den Inseln Nuckö und Künö herübergesiedelt) waren sämtliche Bewohner mehr oder minder miteinander verwandt. Mit Hilfe der sorgfältig geführten Kirchenbücher und der eigenen Angaben der Bewohner vermochte ich eine gemeinsame Stammtafel für beinahe alle Runöer zusammenzustellen.

Zu den anthropologischen Merkmalen, die ich auf der Insel Runö untersuchte, gehörte, wie gesagt, auch das äussere Ohr. Das Hauptgewicht legte ich dabei auf das Ohrläppchen und war inbezug auf dieses Merkmal in der Lage, sämtliche Bewohner der Insel mit Ausnahme einiger kranken Greise und Greisinnen und einiger Neugeborenen zu untersuchen.

Die Länge, Breite und Dicke des Ohrläppchens schwankten in ziemlich hohem Grade, und mehrere voneinander abweichende Typen konnten festgestellt werden. Offenbar sind es also eine ganze Menge Faktoren, welche die allgemeine Form und Grösse des Ohrläppchens bestimmen. Um aber die Erblichkeitsverhältnisse dieser Eigenschaften des Ohrläppchens zu untersuchen, ist mein Material zu mangelhaft, weshalb ich hier keine diesbezüglichen Resultate mitteilen kann. Da-

¹ Den interessierten Leser, der nähere Angaben über die Insel Runö zu erhalten wünscht, verweise ich auf meinen Aufsatz »Runö, land och folk» (Terra, Geografiska sällskapets i Finland tidskrift 1922).

gegen war ich in der Lage, ein gutes Material über die Häufigkeit des freien und des angewachsenen Ohrläppchens zu sammeln und auf dieses gestützt den Vererbungsvorgang festzustellen.

Von den 247 Personen, die ich auf Runö untersuchte, — die gesamte Volksmenge betrug im Juni 1921 268 Personen — hatten die meisten, d. h. 160 Personen, ein frei herabhängendes Ohrläppchen. Angewachsen war es also nur bei 87 Personen, d. h. 35,2 %. Ein angewachsenes Ohrläppchen ist also auf Runö ziemlich selten, wie es übrigens auch andererseits in Europa zu sein scheint. Was die letztgenannte Form des Ohrläppchens betrifft, so konnte ich feststellen, dass bei einem Teil der Bewohner — genau wie in CARRIÈRES Material — das Ohrläppchen einfach, gerade angewachsen war, sodass man

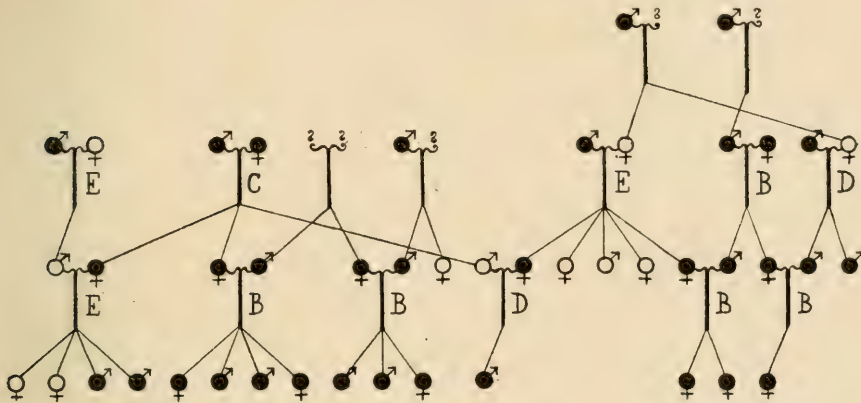


Fig. 1. Abschnitt einer Stammtafel aus Runö. Erklärung im Texte.

kaum von einem Ohrläppchen im eigentlichen Sinne des Wortes sprechen konnte, während es bei anderen schräg angewachsen war. Doch zeigte es sich in mehreren Fällen beinahe unmöglich, mit Sicherheit festzustellen, zu welcher Kategorie das Ohrläppchen gehörte. Es gab nämlich eine Unmenge verschiedener Entwicklungsgrade oder Übergänge zwischen den beiden Extremen. Deshalb habe ich hier nur zwei Formen auseinandergehalten: das *deutlich frei herabhängende* und das *deutlich angewachsene Ohrläppchen*.

Um die Erbliehkeitsverhältnisse des Ohrläppchens zu veranschaulichen, werden hier einige Abschnitte der von mir zusammengestellten Stammtafel wiedergegeben. Aus praktischen Gründen ist es leider unmöglich, die Stammtafel in ihrer Gesamtheit zu veröffentlichen: sie fände nicht einmal auf zwei Seiten Platz und würde infolge der auf Runö herrschenden verwickelten Verwandtschaftsverhältnisse

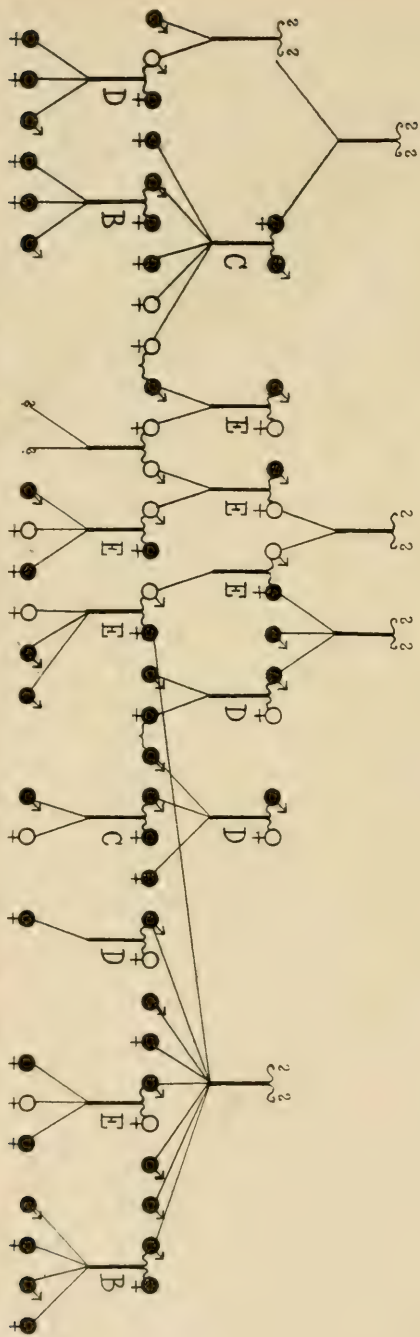
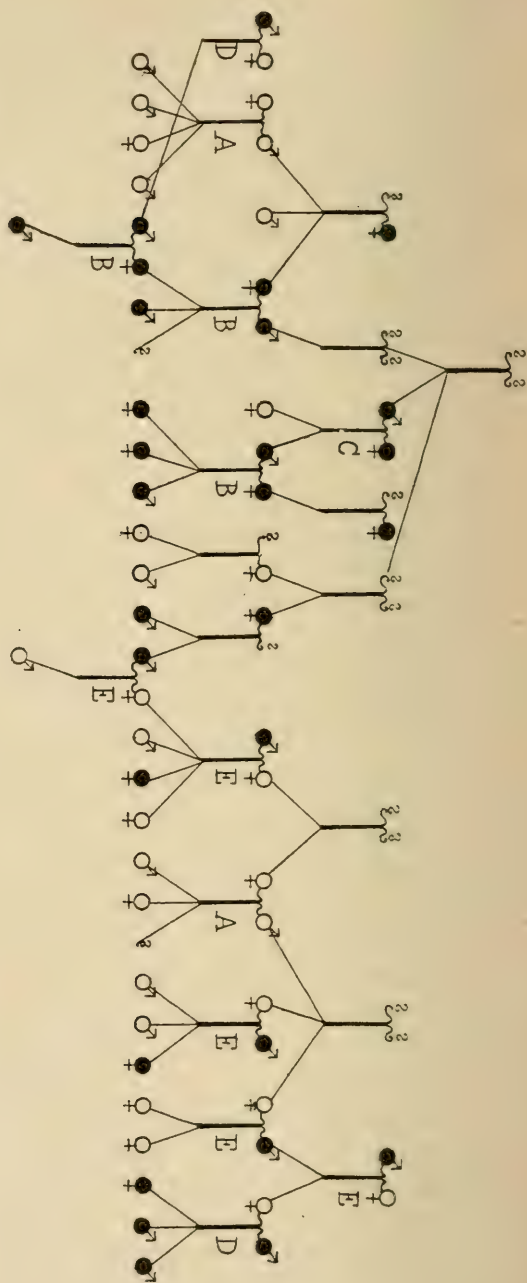


Fig. 2 und 3. Abschnitte einer Stammtafel aus Runö. Erklärung im Texte.

bei weitem nicht übersichtlich werden. Selbst in den hier mitgeteilten Abschnitten bin ich genötigt gewesen einige Personen wegzulassen, damit die Tafeln nicht undeutlich würden. Die schwarzen Punkte bezeichnen ein freies Ohrläppchen, die weissen ein angewachsenes. Die Fragezeichen bedeuten Personen, die entweder gestorben sind oder aus irgendeinem anderen Grunde nicht untersucht werden konnten.

Schon ein Blick auf die Tafeln zeigt, dass es sich mit der allergrössten Wahrscheinlichkeit um eine einfache mendelsche Vererbung handelt und dass das freie und das angewachsene Ohrläppchen Allelomorphen sind, von denen das erstere dominant, das letztere rezessiv ist.

In allen — leider recht wenigen — Fällen, wo beide Eltern ein angewachsenes Ohrläppchen haben (A), findet man dasselbe auch bei sämtlichen Kindern, welches ziemlich deutlich die rezessive Art dieses Merkmals darlegt. In solchen Runö-Familien wiederum, wo beide Eltern ein freies Ohrläppchen besitzen, haben entweder alle Kinder ein solches (B), oder gibt es unter den Kindern eines oder einige mit angewachsenen Ohrläppchen (C). Im ersteren Falle sind natürlich beide Eltern oder wenigstens der eine homozygotisch, im letzteren sind beide Heterozygoten. Endlich gibt es Familien mit ungleichen Eltern: der eine hat ein freies Ohrläppchen, der andere vermisst ein solches. In solchen Familien haben die Kinder, wie aus den Tafeln ersichtlich, entweder alle ein freies Ohrläppchen (D) — dann sind beide Eltern Homozygoten — oder aber sind beide Formen ziemlich gleichmässig — mitunter ideal gleichmässig — auf die Kinder verteilt (E), in welchem Fall natürlich von den Eltern derjenige mit freiem Ohrläppchen Heterozygot ist. Von Familien dieser Art gibt es aber doch einige, wo die mit angewachsenem Ohrläppchen versehenen Kinder überwiegen, aber in Anbetracht der geringen Kinderzahl streitet dies ja nicht wider Mendels Gesetz.

Auf Grund meines Materials lässt sich also der Schluss ziehen, dass bei den Bewohnern der Insel Runö *das freie und das angewachsene Ohrläppchen in ihrer Vererbung mit aller Wahrscheinlichkeit dem einfachen monofaktoriellen Schema folgen, wobei das freie Ohrläppchen dominant ist.* Mein Material dürfte keinen einzigen Fall enthalten, der eine solche Vererbungsweise unwahrscheinlich machen würde. Aus meiner Untersuchung geht ferner hervor, dass die Anlagen sich unabhängig vom Geschlecht vererben.

Es wurde oben erwähnt, dass CARRIÈRE gefunden zu haben glaubt, das *angewachsene* Ohrläppchen wäre über das *freie* dominant. Mein

Ergebnis ist also dem seinen vollkommen entgegengesetzt. Die Erklärung liegt bestimmt darin, dass CARRIÈRE mit einem sehr spärlichen Material operierte und nur einzelne Familien zu seiner Verfügung hatte.

CARRIÈRE erwähnt in seiner Mitteilung 4 Fälle, wo beide Eltern gerade angewachsene Ohrläppchen besaßen, sowie 2 Fälle, wo das Ohrläppchen bei dem einen Elter schräg und bei dem anderen gerade angewachsen war. In den erstgenannten Familien sind sämtliche Kinder den Eltern gleich, während die Kinder der letztgenannten zwei Familien teils gerade, teils schräg angewachsene Ohrläppchen besitzen. Da ich das gerade und das schräg angewachsene Ohrläppchen zu einer Kategorie vereinigt habe, so kann man sagen, dass CARRIÈRES Beobachtungen inbetreff dieser Fälle völlig mit den meinigen übereinstimmen. Sie deuten, meines Erachtens, entschieden darauf hin, dass das angewachsene Ohrläppchen rezessiv ist. Wäre nämlich, wie CARRIÈRE annimmt, diese Form dominant, so hätte man erwarten können, unter den Kindern eines oder einige mit freiem Ohrläppchen zu finden, weil die Möglichkeit vorhanden ist, dass wenigstens in einem Falle beide Eltern Heterozygoten wären. — CARRIÈRES Material enthält keine Familien, wo beide Eltern ein freies Ohrläppchen hatten, was für die Erzielung von Resultaten wichtig gewesen wäre. Von einem Vergleich mit meinem Material kann in diesem Fall also nicht die Rede sein. — Endlich erwähnt CARRIÈRE 6 Fälle, wo von den Eltern der eine freie, der andere gerade angewachsene Ohrläppchen besaß, sowie 3 Fälle, wo das Ohrläppchen bei dem einen der Eltern frei, bei dem andern schräg angewachsen war. In allen diesen Familien — eine vielleicht ausgenommen — hatten die Kinder teils freie, teils angewachsene Ohrläppchen. Doch waren die Kinder mit der letzteren Ohrform im allgemeinen stark überwiegend. Und in erster Linie gerade auf Grund dieses Sachverhalts zieht CARRIÈRE seinen — allerdings sehr vorsichtig ausgedrückten — Schlusssatz, dass das angewachsene Ohrläppchen dominant wäre. Diese Annahme scheint mir, wie schon erwähnt, nicht genug begründet zu sein.

Zum Schluss sei noch hervorgehoben, dass mein Material in keiner Weise die Vorstellung, das angewachsene Ohrläppchen sei ein Zeichen der Entartung, stützen kann. Personen und Familien mit dieser Ohrform waren auf der Insel Runö sowohl körperlich als geistig den übrigen Bewohnern vollkommen gleichzustellen.

ZITIERTE LITERATUR.

1. CARRIÈRE, REINHARD. 1922. Über erbliche Ohrformen, insbesondere das angewachsene Ohrläppchen. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre.
 2. LENZ, FRITZ. 1921. Die krankhaften Erbanlagen. Grundriss der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene I. München.
-

HEREDITAS

GENETISKT ARKIV

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON



BAND III

HÄFT. 1

LUND 1922, BÉRLINGSKA BOKTRYCKERIET

HEREDITAS

— a periodical for the publication of original research in heredity — is published by the MENDELIAN SOCIETY in Lund. The contributions will be written in English, German or French. When necessary adequate illustrations, text figures or plates, will be provided. It is published in volumes of about 350 pages each issued in three numbers. The volumes will appear annually so far as possible.

Subscriptions may be sent to the undersigned. The subscription price for a volume — post free — is Twenty-five (25) Swedish crowns.

ROBERT LARSSON,

Editor »Hereditas».

Adelgatan 7, LUND, SWEDEN.

REDAKTIONSKOMMITTÉ

PROFESSOR, FIL. & MED. DR. *H. NILSSON-EHLE*

PROFESSOR, MED. DR. *HERMAN LUNDBORG*

DOCENT, FIL. DR. *NILS HERIBERT-NILSSON*

AMANUENS, FIL. LIC. *GUSTAV THULIN*

TILL MEDARBETARNA.

Manuskript — helst *maskinskrivna* — torde insändas till Redaktionen (Adelgatan 7, Lund) i fullt tryckfärdigt skick. De böra vara *noga genomsedda* för undvikande av ändringar mot manuskriptet. Obs. kommateringen! Korrektionskostnaderna betalas av författaren. Korrektur ställes till Redaktionen. Direkt förbindelse mellan författaren och tryckeriet tillåtes icke.

Personnamn sättas med KAPITÄLER. De markeras i manuskriptet med en våglinje. Latinska namn på växter och djur samt ord och satser av särskild vikt *kursiveras* (enkel understrykning).

Figurer numreras med arabiska siffror. Figurförklaring (på avhandlingens språk) torde insändas *samtidigt* med illustrationsmaterialet.

Planscher numreras med romerska siffror och de i dem ingående bilderna med arabiska.

Tabeller åsättas arabiska siffror och förses med kort rubrik.

Citerade arbeten samlas i en litteraturförteckning. I texten hänvisas till denna genom angivande av författare och årtal. Har en författare utgivit flera publikationer under samma år, tilläggas efter året små bokstäver (a, b, c, etc.). Samma beteckningssätt användes i litteraturlistan, vilken uppställles i alfabetisk ordning efter författarna och under dessa i kronologisk följd. Inga litteraturhänvisningar få göras genom fotnoter. Över huvud så få noter som möjligt!

Avhandlingarna skola vara skrivna på tyska, engelska eller franska. Det är önskvärt, att uppsatser på tyska åtföljas av en resumé på engelska. Översättningar, som ombesörjas av Redaktionen, bekostas av författaren.

Åt varje författare lämnas 100 fria separat. Avhandlingar på ett ark och däröver förses gratis med särskilt omslag. Till ett pris av 10 kr. pr 100 st. lämnas, om så önskas, omslag till mindre uppsatser. Större antal särtryck fås till självkostnadspris.

INNEHÅLL.

	Sid.
LINDHARD, E., Zur Genetik des Weizens. Eine Untersuchung über die Nachkommenschaft eines im Kolbenweizen aufgetretenen Speltoid-mutanten. (With a summary in English.)	1
DAHLGREN, K. V. OSSIAN, Vererbung der Heterostylie bei Fagopyrum (nebst einigen Notizen über Pulmonaria). (With a summary in English.)	91
TURESSON, GÖTE, The Species and the Variety as Ecological Units	100
HANSEN, SØREN, Heredity in the Case of Dementia præcox and Related Diseases	114

HEREDITAS

GENETISKT ARKIV

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON



BAND III

HÄFT. 2

LUND 1922, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

HEREDITAS

— a periodical for the publication of original research in heredity — is published by the MENDELIAN SOCIETY in Lund. The contributions will be written in English, German or French. When necessary adequate illustrations, text figures or plates, will be provided. It is published in volumes of about 350 pages each issued in three numbers. The volumes will appear annually so far as possible.

Subscriptions may be sent to the undersigned. The subscription price for a volume — post free — is Twenty-five (25) Swedish crowns.

ROBERT LARSSON,

Editor »Hereditas».

Adelgatan 7, LUND, SWEDEN.

REDAKTIONSKOMMITTÉ

PROFESSOR, FIL. & MED. DR. *H. NILSSON-EHLE*

PROFESSOR, MED. DR. *HERMAN LUNDBORG*

DOCENT, FIL. DR. *NILS HERIBERT-NILSSON*

AMANUENS, FIL. LIC. *GUSTAV THULIN*

TILL MEDARBETARNA.

Manuskript — helst *maskinskrivna* — torde insändas till Redaktionen (Adelgatan 7, Lund) i fullt tryckfärdigt skick. De böra vara *noga genomsedda* för undvikande av ändringar mot manuskriptet. Obs. kommatering! Korrektionskostnaderna betalas av författaren. Korrektur ställes till Redaktionen. Direkt förbindelse mellan författaren och tryckeriet tillåtes icke.

Personnamn sättas med KAPITÄLER. De markeras i manuskriptet med en våglinje. Latinska namn på växter och djur samt ord och satser av särskild vikt *kursiveras* (enkel understrykning).

Figurer numreras med arabiska siffror. Figurförklaring (på avhandlingens språk) torde insändas *samtidigt* med illustrationsmaterialet.

Planscher numreras med romerska siffror och de i dem ingående bilderna med arabiska.

Tabeller åsättas arabiska siffror och förses med kort rubrik.

Citerade arbeten samlas i en litteraturförteckning. I texten hänvisas till denna genom angivande av författare och årtal. Har en författare utgivit flera publikationer under samma år, tilläggas efter årtalet små bokstäver (a, b, c, etc.). Samma beteckningssätt användes i litteraturlistan, vilken uppställles i alfabetisk ordning efter författarna och under dessa i kronologisk följd. Inga litteraturhänvisningar få göras genom fotnoter. Över huvud så få noter som möjligt!

Avhandlingarna skola vara skrivna på tyska, engelska eller franska. Det är önskvärt, att uppsatser på tyska och franska åtföljas av en resumé på engelska. Översättningar, som ombesörjas av Redaktionen, bekostas av författaren.

Åt varje författare lämnas 100 fria separat. Avhandlingar på ett ark och däröver förses gratis med särskilt omslag. Till ett pris av 10 kr. pr 100 st. lämnas, om så önskas, omslag till mindre uppsatser. Större antal särtryck fås till självkostnadspris.

INNEHÅLL.

FEDERLEY, HARRY, Über einen Fall von Criss-Cross-Vererbung bei einer Artkreuzung. (With a summary in English.)	Sid. 125
ÅKERMAN, Å., Untersuchungen über eine in direktem Sonnenlichte nicht lebensfähige Sippe von <i>Avena sativa</i> . (With a summary in English.)	147
KRISTOFFERSON, KARL B., Studies on Mendelian Factors in <i>Aquilegia vul-</i> <i>garis</i>	178
NILSSON-EHLE, H., Über freie Kombination und Koppelung verschiedener Chlorophyllerbeinheiten bei Gerste	191
DAHLGREN, K. V. OSSIAN, Selbststerilität innerhalb Klonen von <i>Lysimachia</i> <i>Nummularia</i> . (With a summary in English.)	200

HEREDITAS

G E N E T I S K T A R K I V

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON



BAND III

HÄFT. 3

LUND 1922, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

HEREDITAS

— a periodical for the publication of original research in heredity — is published by the MENDELIAN SOCIETY in Lund. The contributions will be written in English, German or French. When necessary adequate illustrations, text figures or plates, will be provided. It is published in volumes of about 350 pages each issued in three numbers. The volumes will appear annually so far as possible.

Subscriptions may be sent to the undersigned. The subscription price for a volume — post free — is Twenty-five (25) Swedish crowns.

ROBERT LARSSON,

Editor »Hereditas».

Adelgatan 7, LUND, SWEDEN.

REDAKTIONSKOMMITTÉ

PROFESSOR, FIL. & MED. DR. *H. NILSSON-EHLE*

PROFESSOR, MED. DR. *HERMAN LUNDBORG*

DOCENT, FIL. DR. *NILS HERIBERT-NILSSON*

AMANUENS, FIL. LIC. *GUSTAV THULIN*

TILL MEDARBETARNA.

Manuskript — helst *maskinskrivna* — torde insändas till Redaktionen (Adelgatan 7, Lund) i fullt tryckfärdigt skick. De böra vara *noga genomsedda* för undvikande av ändringar mot manuskriptet. Obs. kommateringen! Korrektionskostnaderna betalas av författaren. Korrektur ställes till Redaktionen. Direkt förbindelse mellan författaren och tryckeriet tillåtes icke.

Personnamn sättas med KAPITÄLER. De markeras i manuskriptet med en våglinje. Latinska namn på växter och djur samt ord och satser av särskild vikt *kursiveras* (enkel understrykning).

Figurer numreras med arabiska siffror. Figurförklaring (på avhandlingens språk) torde insändas *samtidigt* med illustrationsmaterialet.

Planscher numreras med romerska siffror och de i dem ingående bilderna med arabiska.

Tabeller åsättas arabiska siffror och förses med kort rubrik.

Citerade arbeten samlas i en litteraturförteckning. I texten hänvisas till denna genom angivande av författare och årtal. Har en författare utgivit flera publikationer under samma år, tilläggas efter årtalet små bokstäver (a, b, c, etc.). Samma beteckningssätt användes i litteraturlistan, vilken uppställles i alfabetisk ordning efter författarna och under dessa i kronologisk följd. Inga litteraturhänvisningar få göras genom fotnoter. Över huvud så få noter som möjligt!

Avhandlingarna skola vara skrivna på tyska, engelska eller franska. Det är önskvärt, att uppsatser på tyska och franska åtföljas av en resumé på engelska. Översättningar, som ombesörjas av Redaktionen, bekostas av författaren.

Åt varje författare lämnas 100 fria separat. Avhandlingar på ett ark och däröver förses gratis med särskilt omslag. Till ett pris av 10 kr. pr 100 st. lämnas, om så önskas, omslag till mindre uppsatser. Större antal särtryck fås till självkostnadspris.

INNEHÅLL.

TURESSON, GÖTE, The Genotypical Response of the Plant Species to the Habitat.....	Sid. 211
HILDÉN, KAARLO, Über die Form des Ohrläppchens beim Menschen und ihre Abhängigkeit von Erbanlagen	351

Howe's

Vol. 3.

Hereditas

MAR 15 1948

OCT 2 4 1951

MAR 2 1956

MAR 8 1957

FEB 13 1968

AUG 24 1970

MAR 7 1974

JUN 7 1974

Ste

G

H. E. Am

AMNH LIBRARY



100135005